ВЫСШЕЕ ОБРАЗОВАНИЕ

ХРЕСТОМАТИЯ ПО ВОЗРАСТНОЙ ФИЗИОЛОГИИ

Составители М. М. БЕЗРУКИХ, В. Д. СОНЬКИН, Д. А. ФАРБЕР

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ

Для студентов высших учебных заведений, обучающихся по специальностям — «Дошкольная педагогика и психология», «Педагогика и методика дошкольного образования»

Москва



2002

УДК 612(075.8)
ББК 57.21я73
Х91

Рецензенты:

доктор медицинских наук, профессор *Э.А.Костандов;*
доктор биологических наук, профессор *И.А.Корниенко*

Х91 **Хрестоматия по возрастной физиологии:** Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / Сост. М.М.Безруких, В.Д.Сонькин, Д.А.Фарбер. — М.: Издательский центр «Академия», 2002. — 288 с.

ISBN 5-7695-0582-6

В книге представлены тексты оригинальных статей, главы и разделы монографий выдающихся ученых, посвященные важнейшим аспектам возрастной морфологии, анатомии, физиологии и биохимии.

Хрестоматия рассчитана на студентов педагогических и психологических вузов, а также будет полезна для подготовки и переподготовки педагогов-валеологов.

УДК 612(075.8)
ББК 57.21я73

Учебное издание

Марьяна Михайловна Безруких,
Валентин Дмитриевич Сонькин,
Дебора Ароновна Фарбер

Хрестоматия по возрастной физиологии

Учебное пособие

Редактор *В. М. Владимирская*
Ответственный редактор *С. А. Шаренкова*
Технический редактор *Е. Ф. Коржуева*
Компьютерная верстка: *Ю. С. Яковлев*
Корректоры *Е. В. Кудряшова, М. А. Суворова*

Изд. № А-333. Подписано в печать 19.09.02. Формат 60×90/16.
Гарнитура «Таймс». Бумага тип. № 2. Печать офсетная. Усл. печ. л. 18,0.
Тираж 20 000 экз. (1-й завод 5100 экз.). Заказ № 2140.

Лицензия ИД № 02025 от 13.06.2000. Издательский центр «Академия».
Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.002682.05.01 от 18.05.2001.
117342, Москва, ул. Бутлерова, 17-Б, к. 223. Тел./факс: (095)330-1092, 334-8337.

Отпечатано на Саратовском полиграфическом комбинате.
410004, г. Саратов, ул. Чернышевского, 59.

ISBN 5-7695-0582-6

ВВЕДЕНИЕ

Возрастная физиология — наука, изучающая закономерности формирования и особенности функционирования организма в процессе онтогенеза: с момента его зарождения до завершения жизненного цикла. Как самостоятельная ветвь физиологической науки, возрастная физиология сформировалась относительно недавно — во второй половине XX в., и уже практически с момента возникновения в ней выделились два направления, каждое из которых имеет свой предмет изучения, определенные цели и задачи: физиология развития ребенка и геронтология.

Физиология развития ребенка концентрирует свое внимание на восходящем периоде онтогенеза — тех этапах развития, которые определяют формирование организма, его психосоциальное развитие от рождения до зрелости. Геронтология — физиология естественного старения — изучает инволюционный период жизненного цикла.

Понятия *возрастная физиология* и *физиология развития ребенка* обычно используются как синонимы.

Закономерности роста и развития организма ребенка и особенности его функционирования на разных этапах онтогенеза — основное содержание курса возрастной физиологии в педагогических вузах. Данная хрестоматия, предлагаемая как дополнение к этому курсу, изложенному в учебнике «Возрастная физиология» (М., 2002), также посвящена восходящему периоду развития, а именно физиологии развития ребенка.

Физиология развития представляет собой один из разделов гораздо более широкой области знания — *биологии развития.* С другой стороны, в динамике роста, развития и созревания человека имеется немало специфических, особенных черт, и в этой плоскости физиология развития теснейшим образом переплетается с наукой *антропологией*, в задачи которой входит всестороннее изучение биологической сущности человека.

Развитие ребенка происходит под влиянием двух факторов — эндогенного (генетического) и экзогенного (фактора среды). Причем на разных этапах возрастного развития набор, сила действия и результат воздействия этих факторов могут быть весьма различны. Вот почему физиология развития неразрывно связана с *экологической физиологией*, которая как раз и изучает воздействие на живой организм разнообразных факторов внешнего мира и способы приспособления организма к действию этих факторов.

В периоды интенсивного развития действие факторов среды столь важно для будущего здоровья, что этому направлению традиционно уделяется повышенное внимание. В этих проблемах физиология развития взаимодействует с *гигиеной*, поскольку именно физиологические закономерности и эффекты чаще всего выступают в качестве теоретических основ гигиенических требований и рекомендаций.

И наконец, что особенно важно, знание возрастных закономерностей развития чрезвычайно значимо для *педагогики* и *психологии*. Педагогическая эффективность обучения и воспитания, формирование личности ребенка зависят от того, в какой мере учитываются физиологические особенности ребенка на разных этапах развития, возможности его адаптации к внешним факторам, в том числе и к педагогическим воздействиям. Связь учебно-воспитательного процесса и процесса развития организма — двусторонняя. С одной стороны, совершенно очевидно, что от степени зрелости физиологических систем зависят возможности ребенка адекватно реагировать на воспитательные воздействия, усваивать учебный материал, его адаптация к условиям обучения. С другой — само развитие, хотя оно имеет определенную генетическую основу, происходит под влиянием внешнесредовых воздействий, и если эти воздействия соответствуют степени физиологической зрелости организма, они оказывают благоприятные, стимулирующие развитие влияния. Напротив, неадекватность воздействия может тормозить прогрессивное возрастное развитие, отрицательно сказаться на формировании личности ребенка и существенно нарушить его здоровье.

Иными словами, оптимальными и эффективными педагогические воздействия могут быть только тогда, когда они будут соответствовать возрастным особенностям и возможностям детского организма. Это положение давно и достаточно хорошо известно.

Отечественными учеными — медиками, физиологами, педагогами — неоднократно подчеркивалось значение возрастной физиологии для обеспечения оптимального развития организма. Еще в конце XIX в. русский врач *Н.П.Гундобин* (1887), перу которого принадлежит первая книга об особенностях развития детского организма, отмечал фундаментальное значение знаний о нормальном физическом и умственном развитии ребенка. Близкая точка зрения была высказана *И.П.Павловым:* «Все законы воспитания и развития должны быть основаны на физиологии» (Собр. соч., 1951, т.3, кн. 2, с. 432).

Важнейшее значение знанию организма ребенка придавал выдающийся педагог *К.Д.Ушинский*. Для решения прикладных задач возрастной физиологии необходимо знание ее теоретических основ — закономерностей индивидуального развития.

Фундаментальное значение в возрастной физиологии имеет ***принцип гетерохронии развития органов и систем***, сформулированный

А. Н. Северцовым и детально разработанный *П. К. Анохиным* в теории системогенеза. Согласно взглядам *П. К. Анохина* преобразования одних компонентов организма сдвинуты во времени относительно преобразования других, что обусловливает степень зрелости, а следовательно, и специфику функционирования организма ребенка на разных этапах развития. Вместе с тем, согласно теории П. К. Анохина о системогенезе, гетерохрония возникновения и развития функциональных систем определяет адаптивные возможности организма, обеспечивая определенный приспособительный эффект на каждом этапе онтогенеза. Согласно точке зрения *А. А. Маркосяна*, надежность биологической системы является одним из общих принципов индивидуального развития, базирующихся на таких свойствах живой системы, как избыточность ее элементов, их дублирование и взаимозаменяемость, быстрота возврата к состоянию относительного постоянства и динамичность взаимодействия отдельных звеньев системы (1969). Биологические системы в ходе онтогенеза проходят определенные этапы становления и формирования, обусловливая совершенствование адаптивных реакций организма в процессе усложнения его контактов с внешней средой и вместе с тем адаптивный, приспособительный характер функционирования на каждом отдельном этапе онтогенеза. Отсюда очевидно, что отдельные этапы развития ребенка характеризуются не только разной степенью зрелости и особенностями функционирования органов и систем, но и различием в механизмах, определяющих специфику взаимодействия организма и внешней среды.

Знание главных закономерностей возрастного развития позволяет подойти к решению практически важных задач, лежащих в основе педагогики и медицины. Важнейшая из них — оценка так называемой возрастной нормы. Действительно, и для врача, и для педагога очень важно понимать, нормально ли развит ребенок, с которым ему предстоит работать. Ведь любое существенное отклонение в темпах развития означает, что к такому ребенку необходимо применять специальные, нестандартные приемы воспитания и лечения. Поэтому *установление* ***параметров возрастной нормы*** *— одна из важнейших прикладных задач физиологии развития*, решаемых уже многие десятилетия. В ходе решения этой задачи убедительно доказано, что тяжелые социально-экономические ситуации (войны, революции, стихийные бедствия) крайне негативно сказываются на динамике возрастного развития детского населения. Напротив, благоприятное социально-экономическое положение общества способствует нормализации процессов роста и развития.

Целый ряд фактов позволил установить, что темп развития и конечный уровень развития многих свойств не всегда коррелируют между собой. Нередко замедленное развитие приводит к тому, что человек, хотя и позже сверстников, достигает необычайно высо-

кого уровня развития той или иной своей способности. И напротив, ускоренное развитие порой заканчивается слишком рано, и человек, подававший большие надежды в ранние годы, так и не достигает ничего серьезного в зрелом возрасте. Об этом, в частности, свидетельствуют биографии многих вундеркиндов. Столь выраженные отклонения в темпах роста и развития бывают не так уж часто, а вот небольшие отклонения, проявляющиеся в умеренном отставании или опережении, встречаются сплошь и рядом. Как к ним относиться? Являются ли они проявлением вариативности развития или его отклонениями? Ответ на эти вопросы призвана дать физиология развития ребенка, которая как раз и должна вырабатывать критерии, по которым практические работники смогут судить о том, насколько существенны выявленные отклонения от нормы, и нужно ли что-либо предпринимать для их устранения или смягчения их последствий.

С позиций адаптивного характера развития критерии возрастной нормы должны учитывать диапазон возможностей организма, обеспечивающий надежность его функционирования на каждом этапе онтогенеза, а не только стационарные среднестатистические нормативы. Такой подход позволил охарактеризовать специфику функциональных и адаптационных возможностей детей в условиях, максимально приближенных к тем, с которыми ребенок сталкивается в своей повседневной жизни, в реальных условиях воспитания и обучения.

Еще один *вопрос, имеющий немаловажное значение для практики* — определение временны́х границ возрастных периодов, или ***возрастная периодизация онтогенеза***. Теоретически этот вопрос имеет два возможных решения. Одни ученые считают, что развитие ребенка протекает непрерывно, и поэтому говорить о каких-либо его этапах или периодах бессмысленно. Так полагает, в частности, британская школа антропологов, среди которых немало выдающихся ученых, труды которых лежат в основании физиологии развития — *Таннер*, *Харрисон* и др. Напротив, российская физиологическая школа, ведущая свою историю от *Н.П.Гундобина*, *В.В.Бунака*, *П.К.Анохина* и *А.А.Маркосяна*, считает вопрос о периодах онтогенеза одним из узловых и посвящает этой проблеме большое число исследований, научных конференций, дискуссий, публикаций. Представления о гетерохронности развития и неравномерности онтогенетического процесса лежат в основе различных моделей периодизации онтогенеза, каждая из которых имеет свои достоинства и недостатки. Между тем для практических нужд решение этой теоретической задачи крайне актуально, поскольку от этого зависит, например, ответ на такой узловой вопрос: с какого возраста можно начинать систематическое обучение в школе?

К проблеме возрастной периодизации непосредственно примыкает *задача выявления* ***сенситивных и критических периодов раз-***

вития. Достаточно хорошо известно, что некоторые функции организма особо чувствительны к внешним воздействиям на определенных этапах своего формирования. Ясно, сколь большое значение эта информация может иметь для педагогов. Поэтому выявление такого рода сенситивных, т.е. наиболее чувствительных к внешнему воздействию, периодов — весьма важная задача физиологии развития. Многочисленные исследования позволили понять, что на протяжении постнатального (после рождения) онтогенеза сенситивный период развития одних функций сменяется сенситивным периодом развития других — организм ребенка практически постоянно находится в состоянии повышенной чувствительности, но только поочередно меняются факторы, к которым эта чувствительность повышена в том или ином возрасте. Если же организм входит в фазу, когда одновременно отмечается повышенная чувствительность сразу к нескольким группам факторов, тогда говорят о наступлении критического периода в развитии. Одним из таких периодов является младенческий возраст. Этот период, отличающийся интенсивным развитием мозговых структур, отвечающих за восприятие сенсорной информации и формирование речи, является чрезвычайно чувствительным к действию внешних стимулов. При их отсутствии соответствующие психические процессы могут не сформироваться. Известно, что отсутствие зрительной информации приводит к недоразвитию мозговых структур, с которыми связано зрительное восприятие, а соответственно и к нарушению этой функции. Отсутствие речевого обучения в этот период приводит к недоразвитию речи, которое практически преодолеть не удается (феномен детей-волков). Критические периоды, наблюдаемые в процессе дальнейшего развития организма и личности, не столь драматичны. Однако они характеризуются значительными качественными изменениями функций ребенка и соответственно его функциональных и адаптационных возможностей. Важность и необходимость учета критических, переломных этапов развития для целей периодизации были обоснованы *Л. С. Выготским*.

В настоящей хрестоматии собраны тексты из основополагающих работ и статей, освещающих важнейшие теоретические и прикладные вопросы возрастной физиологии. В этих работах отражены как общие закономерности индивидуального развития, так и механизмы, определяющие особенности функционирования организма ребенка на разных этапах развития.

Учитывая, что хрестоматия предназначена для студентов психолого-педагогического профиля, в ней значительное место занимают работы, посвященные общим принципам системной организации мозга, лежащей в основе реализации психических процессов и целенаправленного поведения.

Д. А. Фарбер

Раздел 1. ВВЕДЕНИЕ В ФИЗИОЛОГИЮ РАЗВИТИЯ

Д. А. ФАРБЕР, М. М. БЕЗРУКИХ

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ИЗУЧЕНИЯ ФИЗИОЛОГИИ РАЗВИТИЯ РЕБЕНКА

Выявление закономерностей развития организма ребенка и особенностей функционирования его физиологических систем на разных этапах онтогенеза необходимо для решения проблем охраны здоровья и разработки адекватных возрасту педагогических технологий. Это определяет поиск оптимальных путей изучения физиологии ребенка и тех механизмов, которые обеспечивают адаптивный приспособительный характер развития на каждом этапе онтогенеза.

Согласно современным представлениям начало которым было положено еще работами А. Н. Северцова в 1939 г., все функции складываются и претерпевают изменения при тесном взаимодействии организма и среды. В соответствии с этим представлением адаптивный характер функционирования организма в различные возрастные периоды определяется двумя важнейшими факторами: морфофункциональной зрелостью физиологических систем и адекватностью средовых факторов функциональным возможностям организма.

Системный принцип организации физиологических функций в онтогенезе. Традиционным для отечественной физиологии является представление о системном принципе организации адаптивного реагирования на внешнесредовые факторы. Этот принцип, рассматриваемый как базовый механизм жизнедеятельности организма, подразумевает, что все виды приспособительной деятельности физиологических систем и целостного организма осуществляются посредством иерархически организованных динамических объединений, включающих отдельные элементы одного или разных органов (физиологических систем).

Важнейший вклад в понимание принципов динамической системной организации приспособительных действий организма внесли исследования А. А. Ухтомского, выдвинувшего принцип доминан-

ты как функционального «рабочего органа», определяющего адекватное реагирование организма. Доминанта, по А. А. Ухтомскому, представляет собой объединенную единством действия констелляцию нервных центров, элементы которой могут быть топографически достаточно широко разнесены и при этом сонастроены на единый ритм работы. Касаясь механизма, лежащего в основе доминанты, А. А. Ухтомский обращал внимание на тот факт, что нормальная деятельность опирается не на раз и навсегда определенную и поэтапную «функциональную статику различных фокусов» как носителей отдельных функций, а на непрестанную интерцентральную динамику возбуждений на разных уровнях: кортикальном, субкортикальном, медуллярном, спинальном. Тем самым подчеркивалась пластичность, значимость пространственно-временного фактора в организации функциональных объединений, обеспечивающих адаптивные реакции организма. Идеи А. А. Ухтомского о функционально-пластичных системах организации деятельности получили свое развитие в трудах Н. А. Бернштейна. Изучая физиологию движений и механизмы формирования двигательного навыка, Н. А. Бернштейн уделял внимание не только согласованной работе нервных центров, но и явлениям, происходящим на периферии тела — в рабочих точках. Это позволило Н. А. Бернштейну еще в 1935 г. сформулировать положение, имеющее первостепенное значение для понимания адаптивных реакций организма. Согласно точке зрения Н. А. Бернштейна, приспособительный эффект действия может быть достигнут только при наличии в центральной нервной системе в какой-то закодированной форме конечного результата — «модели потребного будущего». В процессе сенсорного коррегирования путем обратных связей, поступающих из работающих органов, создается возможность сличения информации об уже осуществленной деятельности с этой моделью. Положение о значении обратных связей в достижении приспособительных реакций по-новому осветило понимание механизмов регуляции адаптивного функционирования организма и организации поведения.

Классическое представление о разомкнутой рефлекторной дуге уступило место представлению о замкнутом контуре регулирования. Очень важным положением, разработанным Н. А. Бернштейном, является установленная им высокая пластичность системы — возможность достижения одного и того же результата в соответствии с «моделью потребного будущего» при неоднозначном пути достижения этого результата в зависимости от конкретных условий.

Развивая представление о функциональной системе как объединении, обеспечивающем организацию адаптивного реагирования, П. К. Анохин в качестве системообразующего фактора, создающего определенное упорядоченное взаимодействие отдельных элементов системы, рассматривал полезный результат дей-

ствия. «Именно полезный результат составляет операциональный фактор, который способствует тому, что система... может полностью реорганизовать расположение своих частей в пространстве и во времени, что и обеспечивает необходимый в данной ситуации приспособительный результат» (Анохин, 1975).

Первостепенное значение для понимания механизмов, обеспечивающих взаимодействие отдельных элементов системы, имеет представление, развиваемое Н. П. Бехтеревой, о наличии двух систем связей: жестких (врожденных) и гибких, пластических. Последние наиболее важны для организации динамических функциональных объединений и обеспечения конкретных приспособительных реакций в реальных условиях деятельности.

Одной из основных характеристик системного обеспечения адаптивных реакций является иерархичность их организации. Иерархия динамически сочетает принцип автономности с принципом взаимодействия. Наряду с гибкостью и надежностью в иерархически организованных системах достигается высокая энергетическая структурная и информационная экономичность. Отдельные уровни могут состоять из блоков, осуществляющих простые специализированные операции и передающих обработанную информацию в более высокие уровни системы, которые осуществляют более сложные операции и вместе с тем оказывают регулирующее влияние на более низкие уровни.

Иерархичность организации, основывающаяся на тесном взаимодействии элементов как на одном уровне, так и на разных уровнях систем, определяет высокую устойчивость и динамичность осуществляемых процессов.

В ходе эволюции формирование иерархически организованных систем в онтогенезе связано с прогрессивным усложнением и наслаиванием друг на друга уровней регулирования, обеспечивающих совершенствование адаптационных процессов. Можно полагать, что те же закономерности имеют место и в онтогенезе.

Очевидна значимость системного подхода при изучении функциональных свойств развивающегося организма, его способности к формированию оптимального для каждого возраста адаптивного реагирования, саморегуляции, способности к активному целесообразному поиску информации, формированию планов и программ деятельности.

Закономерности онтогенетического развития. Важнейшее значение для понимания того, как формируются и организуются функциональные системы в процессе индивидуального развития, имеет принцип гетерохронии развития органов и систем, детально разработанный П. К. Анохиным в теории системогенеза. Эта теория базируется на экспериментально подтвержденных исследованиях раннего онтогенеза, выявивших постепенное и неравномерное созревание отдельных элементов каждой структуры или органа,

которые консолидируются с элементами других органов, задействованных в реализации данной функции, и, интегрируясь в единую функциональную систему, осуществляют принцип «минимального обеспечения» целостной функции. Разные функциональные системы в зависимости от их значимости в обеспечении жизненно важных функций созревают на разных этапах постнатальной жизни, что является проявлением гетерохронии развития. Это обеспечивает высокий приспособительный эффект развития организма на каждом этапе онтогенеза, отражая надежность функционирования биологических систем. Именно надежность функционирования биологических систем согласно концепции А. А. Маркосяна является одним из общих принципов индивидуального развития. Она базируется на таких свойствах живой системы, как избыточность ее элементов, их дублирование и взаимозаменяемость, быстрота возврата к относительному постоянству и динамичность отдельных звеньев системы. Исследования показали, что в ходе онтогенеза надежность биологических систем проходит определенные этапы становления и формирования. На ранних этапах постнатальной жизни она обеспечивается жестким, генетически детерминированным взаимодействием отдельных элементов функциональной системы, обеспечивающим осуществление элементарных реакций на внешние стимулы и необходимых жизненно важных функций. В ходе развития все большее значение приобретают пластичные связи, создающие условия для динамичной избирательной организации компонентов системы. На примере формирования системы восприятия информации можно проследить общую закономерность обеспечения надежности адаптивного функционирования системы. Выделены три функционально различных этапа ее организации. 1-й этап (период новорожденности) характеризуется функционированием наиболее рано созревающего блока системы, обеспечивающего возможность реагирования по принципу «стимул — реакция». 2-й этап (первые годы жизни) характеризуется генерализованным однотипным вовлечением элементов более высокого уровня системы. При этом надежность системы обеспечивается дублированием ее элементов. 3-й этап (наблюдается с предшкольного возраста) характеризуется формированием иерархически организованной многоуровневой системы регулирования, обеспечивающей возможность специализированного вовлечения элементов разного уровня в обработку информации и организацию деятельности. В ходе онтогенеза по мере совершенствования центральных механизмов регуляции и контроля возрастает пластичность динамического взаимодействия элементов системы; избирательные функциональные констелляции формируются в соответствии с конкретной ситуацией и стоящей задачей, что обусловливает совершенствование адаптивных реакций развивающегося организма в процессе усложнения его контактов

с внешней средой и вместе с тем адаптивный приспособительный характер функционирования на каждом этапе онтогенеза.

Из изложенного выше видно, что отдельные этапы развития характеризуются как особенностями морфофункциональной зрелости отдельных органов и систем, так и различием механизмов, определяющих специфику взаимодействия организма и внешней среды.

Необходимость конкретной характеристики отдельных этапов развития, учитывающей оба эти фактора, ставит вопрос о том, что рассматривать в качестве возрастной нормы для каждого из этапов.

Понятие возрастной нормы. Возрастная норма нередко рассматривается как совокупность среднестатистических параметров, характеризующих морфофункциональные особенности организма. Несомненно, что на определенном этапе развития биологии и медицины подобный подход сыграл прогрессивную роль, позволив определить среднестатистические параметры морфофункциональных особенностей развивающегося организма; да и в настоящее время он позволяет решать ряд практических задач (например, при исчислении стандартов физического развития, нормировании воздействия факторов внешней среды и т. п.). Однако такое представление о возрастной норме, абсолютизирующее количественную оценку морфофункциональной зрелости организма на разных этапах онтогенеза, не отражает сущностных характеристик возрастных преобразований, определяющих адаптивную направленность развития организма и его взаимоотношений с внешней средой. Совершенно очевидно, что если качественная специфика функционирования физиологических систем на отдельных этапах развития остается неучтенной, то понятие возрастной нормы начинает терять свое содержание, оно перестает отражать реальные функциональные возможности организма в определенные возрастные периоды.

Представление об адаптивном характере индивидуального развития привело к необходимости пересмотра понятия возрастной нормы как совокупности среднестатистических морфологических и физиологических параметров. Было высказано положение, согласно которому возрастную норму следует рассматривать как биологический оптимум функционирования живой системы, обеспечивающий адаптивное реагирование на факторы внешней среды.

Возрастная периодизация. Различия представлений о критериях возрастной нормы определяют и подходы к возрастной периодизации развития. Одним из наиболее распространенных является подход, в основе которого лежит анализ оценки морфологических признаков (роста, смены зубов, нарастание массы тела и т. п.). Наиболее полная возрастная периодизация, основанная на морфологических и антропологических признаках, была предложена В. В. Бунаком, по мнению которого, в изменениях размеров тела и связан-

ных с ними структурно-функциональных признаках отражаются преобразования метаболизма организма с возрастом. Согласно этой периодизации в постнатальном онтогенезе выделяются следующие периоды: младенческий, охватывающий первый год жизни ребенка и включающий начальный (1—3, 4—6 мес), средний (7—9 мес) и конечный (10—12 мес) циклы; первого детства (начальный цикл 1—4 года, конечный — 5—7 лет); второго детства (начальный цикл: 8—10 лет — мальчики, 8—9 лет — девочки; конечный: 11—13 лет — мальчики, 10—12 лет — девочки); подростковый (14—17 — мальчики, 13—16 — девочки); юношеский (18—21 год — мальчики, 17—20 лет — девочки); с 21—22 лет начинается взрослый период. Эта периодизация близка к принятой в педиатрической практике; наряду с морфологическими факторами она учитывает и социальные. Младенческому возрасту согласно этой периодизации соответствует грудной возраст; период первого детства объединяет старший ясельный, или преддошкольный, возраст и дошкольный; период второго детства соответствует младшему школьному возрасту; подростковый возраст — старшему школьному. Однако и эту классификацию возрастных периодов, отражающую существующую систему воспитания и обучения, нельзя считать приемлемой, поскольку, как известно, вопрос о начале систематического обучения до сих пор не решен; граница между дошкольным и школьным возрастом требует уточнения, достаточно аморфны и понятия младшего и старшего школьного возраста.

Согласно возрастной периодизации, принятой на специальном симпозиуме в 1965 г., в жизненном цикле человека до достижения зрелого возраста выделяют следующие периоды: новорожденный (1—10 дней); грудной возраст (10 дней — 1 год); раннее детство (1—3 года); первое детство (4—7 лет); второе детство (8—12 лет — мальчики, 8—11 лет — девочки); подростковый возраст (13—16 лет — мальчики, 12—15 лет — девочки) и юношеский возраст (17—21 год — юноши, 16—20 лет — девушки). Эта периодизация несколько отличается от предложенной В. В. Бунаком за счет выделения периода раннего детства, некоторого смещения границ второго детства и подросткового периода. Однако следует подчеркнуть, что проблема возрастной периодизации окончательно не решена, прежде всего потому, что все существующие периодизации, включая и последнюю общепринятую, недостаточно физиологически обоснованы. Они не учитывают адаптивно-приспособительный характер развития и механизмы, обеспечивающие надежность функционирования физиологических систем и целостного организма на каждом этапе онтогенеза. Это определяет необходимость выбора наиболее информативных критериев возрастной периодизации.

В процессе индивидуального развития организм ребенка изменяется как единое целое. Его структурные, функциональные и

адаптационные особенности обусловлены взаимодействием всех органов и систем на разных уровнях интеграции — от внутриклеточного до межсистемного. Исходя из этого, обосновывалось положение о том, что одним из ключевых моментов возрастной периодизации является учет специфических особенностей функционирования целостного организма. Одной из попыток поиска интегрального критерия, характеризующего жизнедеятельность организма, являлась предложенная Рубнером оценка энергетических возможностей организма — так называемое «энергетическое правило поверхности», отражающее биологические отношения между уровнем обмена веществ и энергии и величиной поверхности тела. Этот показатель, характеризующий энергетические возможности организма, отражает деятельность ряда физиологических систем, связанных с обменом веществ: кровообращения, дыхания, пищеварения, выделения и эндокринной систем. Отсюда было сделано заключение, что онтогенетические особенности функционирования этих систем должны подчиняться «энергетическому правилу поверхности».

Вместе с тем, каким бы важным и интегральным не был биологический критерий, он не может отразить специфику отдельных этапов развития и особенности жизнедеятельности организма в его взаимодействии со средовыми факторами. Л. С. Выготский, рассматривая различные подходы к периодизации, писал: «Признак, показательный и существенный для суждения о развитии ребенка в одну эпоху, теряет значение в следующую, так как в ходе развития те стороны, которые раньше стояли на первом плане, отодвигаются на второй план. Так, критерий полового созревания существен и показателен для пубертатного возраста, но он еще не имеет этого значения в предшествующих возрастах. Прорезывание зубов на границе младенческого возраста и раннего детства может быть принято за показательный признак для общего развития ребенка, но смена зубов около 7 лет и появление зубов мудрости не могут быть приравнены по значению для общего развития к появлению зубов. Указанные схемы не учитывают реорганизации самого процесса развития. В силу этой реорганизации важность и значительность какого-либо признака непрерывно меняются при переходе от возраста к возрасту. Это исключает возможность расчленения детства на отдельные эпохи по единому критерию для всех возрастов».

Близкая точка зрения была высказана И. А. Аршавским. Согласно его представлению в основу возрастной периодизации должны быть положены критерии, отражающие специфику функционирования целостного организма на том или ином этапе развития. В качестве такого критерия предлагается выделенная для каждого этапа развития ведущая функция.

В детально изученном И. А. Аршавским и его сотрудниками раннем детском возрасте в соответствии с характером питания и осо-

бенностями двигательных актов выделены периоды: неонатальный, во время которого имеет место вскармливание молозивным молоком (8 дней); лактотрофной формы питания (5—6 мес); лактотрофной формы питания с прикормом и появление позы стояния (7—12 мес); ясельного возраста (1—3 года) — освоение локомоторных актов в среде (ходьба, бег). Надо отметить, что И.А.Аршавский придавал особое значение двигательной деятельности как ведущему фактору развития. Подвергнув критике «энергетическое правило поверхности», автор сформулировал представление об «энергетическом правиле скелетных мышц», в соответствии с которым интенсивность жизнедеятельности организма и на уровне отдельных тканей и органов определяется особенностями функционирования скелетных мышц, обеспечивающих на каждом этапе развития особенности взаимодействия организма и среды.

Однако надо иметь в виду, что в процессе онтогенеза возрастает активное отношение ребенка к средовым факторам, усиливается роль высших отделов ЦНС в обеспечении адаптивных реакций на внешнесредовые факторы, в том числе и тех, которые реализуются путем двигательной активности.

Поэтому особую роль в возрастной периодизации приобретают критерии, отражающие уровень развития и качественные изменения адаптивных механизмов, связанных с созреванием различных отделов мозга, в том числе центральных регуляторных структур центральной нервной системы, обусловливающих деятельность всех физиологических систем и поведение ребенка.

Такой подход сближает физиологические и психологические позиции в проблеме возрастной периодизации и создает базу для выработки единой периодизации развития ребенка. Л.С.Выготский в качестве критериев возрастной периодизации рассматривал психические новообразования, характерные для конкретных этапов развития. Продолжая эту линию, А.Н.Леонтьев и Д.Б.Эльконин особую роль в возрастной периодизации придавали ведущей деятельности, возникновению психологических новообразований. При этом отмечалось, что особенности психического развития, так же как и особенности физиологического развития, определяются внутренними факторами (морфофункциональными) и внешними условиями индивидуального развития.

Подчеркивая значимость изучения функционирования показателей центральной нервной системы, обусловливающих приспособительный характер целого организма в его взаимодействии с внешней средой и выделения на отдельных этапах онтогенеза ведущих функций как важнейших факторов построения возрастной периодизации, необходимо иметь в виду, что одна из ее целей заключается в том, чтобы установить границы отдельных этапов индивидуального развития в соответствии с физиологическими нормами реагирования растущего организма на воздействие фак-

торов внешней среды. Характер ответных реакций организма на оказываемые воздействия самым непосредственным образом зависит от возрастных особенностей функционирования различных физиологических систем. Отсюда очевидна необходимость учета при разработке проблемы возрастной периодизации степени зрелости и функциональной готовности различных органов и систем. Если те или иные физиологические системы на определенном этапе развития даже и не являются ведущими, они могут обеспечивать оптимальное функционирование ведущей системы в различных средовых условиях, и поэтому уровень созревания этих физиологических систем не может не сказываться на функциональных возможностях всего организма в целом. Представляется также, что оценка уровня зрелости и сопоставление особенностей функционирования различных органов и физиологических систем необходимы для суждения о том, какая система является ведущей для данного этапа развития, где лежит рубеж смены одной ведущей системы другой.

Для решения одной из важнейших задач физиологии ребенка — периодизации его развития — необходима всесторонняя характеристика возрастных особенностей функционирования целостного организма ребенка и его отдельных физиологических систем.

Таким образом, возрастная периодизация должна опираться на три уровня изучения физиологии ребенка: 1) внутрисистемный; 2) межсистемный; 3) целостного организма во взаимодействии со средой.

Вопрос о периодизации развития неразрывно связан с выбором информативных критериев, которые должны быть положены в ее основу. Это возвращает нас к представлению о возрастной норме. Можно полностью согласиться с высказыванием Н. Н. Василевского о том, что «оптимальные режимы деятельности функциональных систем организма являются *не среднестатистическими величинами*, а непрерывными динамическими процессами, протекающими во времени в сложной сети коадаптированных регуляторных механизмов». Есть все основания считать, что наиболее информативными критериями возрастных преобразований могут служить те показатели, которые характеризуют состояние физиологических систем в условиях деятельности, максимально приближающейся к той, с которой объект исследования — ребенок — сталкивается в своей повседневной жизни, т. е. показатели, отражающие реальную приспособляемость к условиям окружающей среды и адекватность реагирования на внешние воздействия.

Основываясь на концепции системной организации адаптивных реакций, можно полагать, что в качестве таких показателей должны быть прежде всего рассмотрены те, которые отражают не столько зрелость отдельных структур, сколько возможность и специфику их взаимодействия. Это относится как к параметрам, ха-

рактеризующим возрастные особенности каждой физиологической системы в отдельности, так и к показателям целостного функционирования организма.

Не менее важным при разработке проблем возрастной периодизации является вопрос о границах функционально различных этапов. Иными словами, физиологически обоснованная периодизация должна опираться на выделение этапов «актуального» физиологического возраста.

Выделение функционально различных этапов развития возможно только при наличии данных об особенностях адаптивного функционирования различных физиологических систем в пределах каждого года жизни ребенка.

Сенситивные и критические периоды развития. Принцип адаптивного характера развития организма определяет необходимость учета в возрастной периодизации не только особенностей морфофункционального развития физиологических систем организма, но и их специфической чувствительности к различным внешним воздействиям. Физиологическими и психологическими исследованиями показано, что чувствительность к внешним воздействиям носит избирательный характер на разных этапах онтогенеза. Это легло в основу представления о *сенситивных периодах* как периодах наибольшей чувствительности физиологических систем к воздействию факторов среды.

Выявление и учет сенситивных периодов развития функций организма являются непременным условием создания благоприятных адекватных условий эффективного обучения и сохранения здоровья ребенка, поскольку высокая чувствительность определенных функций должна быть, с одной стороны, использована для эффективного целенаправленного воздействия, способствующего их прогрессивному развитию, и, с другой стороны, неадекватность внешнесредовых факторов может привести к нарушению развития организма.

Однако до сих пор неясными остаются причины и механизмы, определяющие возникновение периодов повышенной чувствительности физиологических систем к внешним воздействиям. Необходимо также понимание взаимоотношения понятий *сенситивный* и *критический периоды*, поскольку определенные этапы развития, например ранний постнатальный, рассматриваются одновременно и как сенситивный, и как критический период.

Остановимся прежде всего на рассмотрении причин, которые могут определять повышенную чувствительность к внешним воздействиям на отдельных этапах развития. Экспериментальными исследованиями подтверждена точка зрения И.Шмальгаузена, согласно которой в процессе морфофункционального созревания организма имеют место два значительно различающихся типа структурных преобразований: рост и дифференцировка. Показа-

но, что одни этапы развития характеризуются количественными изменениями (увеличение размеров органов или их элементов), другие — качественными преобразованиями: дифференцировкой, или специализацией, элементов (клеток) и изменением характера их взаимодействия. Качественные изменения, приводящие к формированию новых функциональных систем, периоды, когда система только складывается, характеризуются высокой пластичностью, а следовательно, и повышенной чувствительностью к внешним воздействиям. Отсюда следует, что периоды качественных преобразований морфофункциональной организации отдельных систем можно рассматривать как *сенситивные* периоды развития. Мы подчеркиваем: отдельных систем.

Согласно принципу гетерохронного развития периоды качественных преобразований и соответственно повышенной чувствительности различных физиологических систем и даже разных функций в пределах одной системы приходятся на разные сроки постнатальной жизни. Так, при изучении интегративной деятельности мозга установлено, что качественные изменения, лежащие в основе реализации различных психических процессов и целостных поведенческих актов, происходят в различном возрасте. Например, качественные изменения в мозговой организации зрительного восприятия происходят на двух этапах развития. Первый наблюдается в младенческом возрасте, когда отмечено расширение сферы корковых областей, вовлекаемых в осуществление сенсорной функции, второй (от 3—4 лет до 6—7 лет) — связан с их специализацией в различных сенсорных и когнитивных операциях. Эти этапы онтогенеза рассматриваются как сенситивные в развитии зрительной функции. Сенситивным периодом в развитии внимания является возраст от 7 до 9 лет — период, характеризующийся качественными преобразованиями структурно-функциональной организации мозга, обеспечивающими реализацию произвольного внимания.

Сенситивным в развитии двигательной функции является возраст 9—10 лет — период, когда в систему регуляции произвольных движений включаются все «этапы» и структуры, обеспечивающие эффективную реализацию деятельности.

Изложенное дает основание считать, что понятие *сенситивный период не может быть отнесено к функционированию целостного организма*. Такие высказывания нередко встречаются в литературе. Возникновение сенситивных периодов парционально — морфофункциональные преобразования отдельных гетерохронно созревающих систем определяют их повышенную чувствительность.

Между тем и развитие целостного организма является процессом нелинейным. Оно сочетает периоды эволюционного (постепенного) морфофункционального созревания и периоды революционных, переломных скачков развития, которые могут быть

связаны как с внутренними (биологическими), так и с внешними (социальными) факторами развития.

По поводу этих «революционных» моментов онтогенеза нет единого мнения и единого понятийного аппарата. Разные исследователи характеризуют их либо как переломные этапы, либо как кризисные, либо как критические. Вопрос о *критических периодах* требует специального внимания. Наиболее принятой является точка зрения о том, что в постнатальном онтогенезе в качестве критического периода можно рассматривать только раннее постнатальное развитие, характеризующееся интенсивным морфофункциональным созреванием, когда отсутствие средовых воздействий может привести к несформированности функций. Например, при отсутствии определенных зрительных стимулов в раннем онтогенезе система, определяющая их восприятие, в дальнейшем не формируется, а полное отсутствие зрения приводит к непоправимым нарушениям не только этой функции, но и поведения. То же относится к речевой функции (известный пример детей-«волков»). Однако вряд ли только ранний период можно рассматривать как критический на протяжении всего постнатального онтогенеза.

Комплексные исследования возрастной динамики различных физиологических систем позволили выявить и на более поздних этапах развития периоды, которые, несмотря на гетерохронию развития, характеризуются качественными перестройками в деятельности всех физиологических систем. В школьном возрасте выделяются два таких переломных этапа развития, которые можно рассматривать как критические периоды. Это прежде всего возраст 7—8 лет, когда одновременно изменяются базовые механизмы организации высших психических функций, обменные процессы, деятельность всех систем вегетативного обеспечения. Установлено, что на этом этапе развития происходят значительные перестройки в формировании регуляторной системы мозга, восходящие влияния которой опосредуют избирательную системную организацию когнитивных процессов за счет вовлечения механизмов локальной регулируемой активации, а нисходящие — регулируют все органы и системы метаболического обеспечения. Именно перестройки в системе регуляции можно рассматривать как важнейший фактор, определяющий переход целостного организма на другой уровень функционирования. Важным фактором, обусловливающим критичность данного периода развития, является и резкая смена социальных условий — начало обучения в школе. Соответствие этих двух факторов — внутреннего морфофункционального и внешнего социально-педагогического — является необходимым условием благоприятного преодоления этого критического периода.

Другой критический период развития, наблюдаемый в школьном возрасте, связан с половым созреванием. Начало полового созревания (у девочек 11—12 лет, у мальчиков 13—14 лет) ха-

рактеризуется резким повышением активности центрального звена эндокринной системы (гипоталамуса), что приводит к резкой смене во взаимодействии подкорковых структур и коры больших полушарий. Результатом этого является значительное снижение эффективности центральных регуляторных механизмов, в том числе определяющих произвольную регуляцию и саморегуляцию. С другой стороны, повышаются социальные требования к подросткам, возрастает их самооценка, что приводит к несоответствию социально-психологических факторов и функциональных возможностей организма, следствием чего могут быть отклонения в здоровье и социально-психологическая дезадаптация.

Это дает основание полагать, что в качестве критических периодов можно рассматривать те этапы развития, которые, с одной стороны, характеризуются качественными морфофункциональными преобразованиями основных физиологических систем и целостного организма, с другой — усложняющимся взаимодействием внутренних (биологических) и социально-психологических факторов развития, что приводит к напряжению адаптационных механизмов и возможной дезадаптации.

Критические узловые моменты развития, связанные со значительными перестройками в деятельности организма, по-видимому, и должны явиться опорными для разделения онтогенеза ребенка на определенные этапы, и их можно рассматривать как основу периодизации.

Следует отметить, что такой подход близок к точке зрения Л. С. Выготского, считающего, что критические периоды развития, как бы нарушающие его плавность, подтверждают, что развитие ребенка есть диалектический процесс, в котором переход от одной ступени к другой совершается не эволюционным, а революционным путем. «Самое существенное содержание развития в критические возрасты заключается в возникновении новообразований». Эти новообразования Л. С. Выготский считал основным критерием деления детского развития на отдельные возрасты. «Последовательность возрастных периодов должна в этой схеме определяться чередованием стабильных и критических периодов. Сроки стабильных возрастов, имеющих более или менее отчетливые границы начала и окончания, правильнее всего определять именно по этим границам».

Рассматривая вопросы возрастной периодизации, необходимо иметь в виду, что границы этапов развития весьма условны. Они зависят от конкретных этнических, климатических, социальных и других факторов. Кроме того, «актуальный» физиологический возраст часто не совпадает с календарным (паспортным) в связи с различиями темпов созревания организма и условий его развития. Отсюда следует, что при изучении функциональных и адаптивных возможностей детей разного возраста необходимо обра-

щать внимание на оценку индивидуальных показателей зрелости. Только сочетание возрастного и индивидуального подхода к изучению особенностей функционирования ребенка может обеспечить разработку адекватных гигиенических и педагогических мер, способствующих нормальному здоровью и прогрессивному развитию организма и личности ребенка.

Заключение

Изложенные в статье теоретические предпосылки изучения физиологии ребенка дают основание полагать, что исследования общих закономерностей развития и специфики функционирования организма на разных этапах развития требуют учета как морфофункциональной зрелости отдельных физиологических систем, так и механизмов, обеспечивающих адаптивное реагирование на внешние воздействия в различных возрастных периодах. Эти же факторы должны быть положены в основу возрастной периодизации, которая должна опираться на 3 уровня изучения физиологии ребенка: 1) внутрисистемный, 2) межсистемный, 3) взаимодействия целостного организма со средой. Последнему принадлежит особая роль в определении моментов смены одного этапа развития другим. Рассмотрение причин и механизмов, лежащих в основе сенситивных и критических периодов, дает основание считать, что именно критические периоды, характеризующиеся значительными морфофункциональными перестройками основных физиологических систем и целостного организма и усложняющимся взаимодействием внутренних (биологических) и внешних (социально-психологических) факторов, могут явиться опорными для разделения онтогенеза на качественно отличные этапы развития.

Фарбер Д.А., Безруких М.М. Методологические аспекты изучения физиологического развития ребенка // Физиология человека. — М., 2001. — Т. 27. — № 5. — С. 8—16.

А. А. МАРКОСЯН

РАЗВИТИЕ ЧЕЛОВЕКА И НАДЕЖНОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ

Развитие человека, начавшееся с момента оплодотворения яйцеклетки, непрерывно и последовательно продолжается в течение всей его жизни. Несмотря на строгую последовательность наступления каждого этапа развития, оно протекает скачкообразно и разница между отдельными этапами или периодами жизни

не только количественная, но и качественная. В процессе развития каждый человек проходит все его этапы (детство, подростковый и юношеский возраст, зрелый возраст и старость), но в зависимости от социальных условий эти периоды могут наступить раньше или позже и иметь разную продолжительность.

Исторически сложилось так, что закономерности, связанные с периодом эмбрионального развития, изучает эмбриология, старости — геронтология и т.д. Таким образом, единый процесс развития стал предметом изучения разных отраслей морфологии, физиологии, биохимии. В силу этого рождались теории эмбриогенеза, теории старения, но единая теория онтогенеза, или индивидуального развития, до настоящего времени, к сожалению, окончательно не сформирована.

Представление о том, что ребенок — маленький взрослый и что процесс развития — это лишь количественные изменения всего того, что у него уже есть, справедливо подверглось серьезной критике и было отвергнуто.

Морфологическое и физиологическое развитие организма человека представляет собой единый процесс. Несмотря на это, имеются более или менее четко очерченные периоды со специфическими качественными особенностями, характерными для этого периода жизни.

Каждый период жизни детей и подростков несет в себе остатки пройденного этапа, новое, характерное для данного отрезка развития, и зачатки будущего. В результате борьбы между старым и новым формируется особое, характерное, присущее данному возрасту.

Организм ребенка на каждом этапе жизненного пути выступает как наиболее целесообразно сложившееся в процессе развития гармоничное целое с присущими ему особенностями.

Гетерохронизм, наблюдаемый при сравнительном изучении развития отдельных морфологических образований или функций, ни в коей мере не является показателем отсутствия или нарушения гармоничности развития организма ребенка на отдельных этапах его жизни.

Организм ребенка развивается в конкретных условиях социальной среды, непрерывно действующей на организм ребенка и в значительной мере определяющей ход его развития. Еще И.М.Сеченов отмечал, что «организм без внешней среды, поддерживающей его существование, невозможен, поэтому в научное определение организма должна входить и среда, влияющая на него, а так как без последней существование организма невозможно, то спор о том, что в жизни важнее — среда ли или самое тело — не имеет ни малейшего смысла»[1].

---

[1] Физиология нервной системы. — М., 1952. — С. 142.

Основным физиологическим механизмом, определяющим и интегрирующим морфологическое и физиологическое развитие организма ребенка и осуществляющим его взаимосвязь и взаимодействие с окружающей средой, являются нервная система и ее ведущий отдел — кора головного мозга. Именно кора головного мозга, улавливающая малейшие колебания внутренней и внешней среды, как указывал И.П.Павлов, обеспечивает уравновешивание организма и среды.

Морфологическая и функциональная архитектура организма ребенка разных возрастных групп представляет собой результативное между консервативной наследственностью и новыми индивидуальными приобретениями организма. Чем старше организм ребенка, тем больше багаж индивидуально приобретенного и тем бо́льшую роль он играет в прогрессивном развитии.

В связи с этим следует отметить взгляд Ф.Мюллера на эмбриогенез, согласно которому в период внутриутробного развития человеческий организм последовательно повторяет все этапы, которые прошли его животные предки за огромный исторический период, исчисляемый миллионами лет, с момента появления одноклеточных организаций. Таким образом, согласно Ф.Мюллеру, индивидуальное развитие есть краткое повторение исторического развития. Э.Геккель также полагал, что изучение индивидуального развития помогает понять историческое развитие вида. Э.Геккель ввел термин «онтогенез» и сформулировал положение о том, что онтогенез представляет собой сокращенное повторение филогенеза. Эта формулировка и получила название «биогенетический закон» Мюллера—Геккеля. Воспринятый некритически, этот закон был положен и в основу возрастной периодизации. Явный антинаучный характер он приобрел после попытки Стенли Холла распространить биогенетический закон и на развитие ребенка после рождения. Согласно этой реакционной «теории» ребенок в своем развитии проходит все стадии, которые человек прошел в своем историческом развитии. Конкретизируя этот взгляд, В.Гетчинсон даже указал пять периодов, которые проходит ребенок в своем развитии: I период — период дикости (до 5 лет), II период — период охоты и захвата добычи (до 12 лет), III период — период пастушества (до 14 лет), IV период — период земледельческий (до 16 лет) и V период — период торгово-промышленный, который достигает максимума в 18—20 лет и продолжается у взрослого человека. Столь реакционно сформулированный биогенетический закон в первой четверти XX в. рассматривался как основной закон индивидуального развития и основа возрастной периодизации. Но он не мог быть принят нашей наукой, так как он игнорирует своеобразие и особенности морфофизиологического и психофизиологического развития ребенка, протекающего в конкретной социальной среде. <...>

Широкое развитие исследований в области онтогенеза в нашей стране позволило внести ценный вклад в понимание и трактовку закономерностей индивидуального развития.

Большой интерес для понимания ранних этапов развития представляет теория системогенеза, выдвинутая П.К.Анохиным. Период старения получил свою трактовку в теории затухающего самообновления протоплазмы А.Н.Нагорного и В.Н.Никитина. И.А.Аршавским сформулировано «энергетическое правило скелетных мышц».

Нам кажется, что за основу понимания онтогенеза и возрастной периодизации могла быть принята «надежность биологической системы». Это понятие является более обобщающим, лишено односторонности, присущей большинству предложенных теорий, которые рассматривали тот или другой отрезок жизненного цикла, исходя из какого-либо одного жизненного отправления. Кроме того, «надежность биологической системы» проходит этапы становления, формирования, относительного колебания, относительной устойчивости и нарушения, т.е. охватывает весь жизненный цикл.

Интерес к проблеме надежности биологической системы пробудился после опубликованной в 1956 г. статьи Дж.Неймана «Вероятностная логика и синтез надежных организмов из ненадежных компонентов». Совершенно естественно, что внимание исследователей в первую очередь было направлено на изучение надежности мозга и органов чувств как наиболее совершенного аппарата информации и управления. Был сформулирован принцип избыточности нервных клеток как средства повышения надежности. Указывалось, что надежность мозга обеспечивается также некоторыми особенностями функционирования: во-первых, наличием процесса торможения, играющего защитно-компенсаторную роль; во-вторых, высокой специализацией нервных центров в сочетании с пластичностью коры головного мозга; в-третьих, относительной автономностью подкорковых образований при постоянной коррекции со стороны коры мозга.

Наконец, допускалось наличие принципа резервирования, который осуществляется либо по типу «теплого» резервирования, когда все клетки работают не в полную меру, чем замедляется их старение, либо по типу «холодного» резервирования, когда резервные клетки начинают функционировать после выключения основных клеток. Возможно, что резервирование происходит по обоим типам.

Изучение надежности биологической системы рассматривается исследователями как путь к моделированию и конструированию более совершенных приборов. Что касается биологической значимости надежности системы и ее роли в развитии вида и индивидуума, то этот аспект не привлекал внимания исследовате-

лей. Между тем надо полагать, филогенетическое и онтогенетическое развитие любой биологической системы возможно лишь при ее надежности в широких жизненных границах колебания — процессов как в системе в целом, так и в ее отдельных звеньях.

Нормально функционирующая и развивающаяся система не могла и не может непрерывно находиться на грани жизни и смерти, когда любое изменение внешних и внутренних условий может оборвать дальнейшее развитие. Несомненно, что весь путь филогенеза, от первого комочка протоплазмы и до самого совершенного организма, был пройден благодаря наличию широкого диапазона жизненных возможностей, что является основным условием развития и проявлением биологической надежности. На страже жизненных границ стоят регуляторные механизмы, обеспечивающие возврат к состоянию относительного постоянства. «Без относительного покоя нет развития», — писал Ф. Энгельс (Диалектика природы. Сочинения. М., 1931).

Биологическая надежность является атрибутом живой материи. Будучи неотъемлемым свойством живого, она развивается и усложняется вместе с прогрессивным развитием живой материи и по-разному проявляется на отдельных этапах развития.

Биологическая надежность лежит и в основе онтогенетического развития. Под последним мы понимаем весь путь индивидуального развития — от зачатия до естественного конца.

При рассмотрении проблемы надежности возникает вопрос: не является ли надежность более широким, общебиологическим принципом всего живого и не лежит ли она в основе не только нервной системы, но и вегетативных процессов в организме, т.е. в основе морфофизиологической конструкции всего организма?

Приведем несколько примеров. В 10 мл крови содержится столько тромбина, что его достаточно для коагуляции всей крови человека. Исходя из этого, надо полагать, что тромбин, находящийся в крови одного человека, может вызвать свертывание крови 500 человек. А если учесть, что при свертывании крови потребляется лишь небольшая часть протромбина, находящегося в 10 мл крови, то станут очевидны колоссальные резервные возможности этой системы.

Разность 1 мм между парциальным давлением кислорода и его напряжением в крови достаточна для перехода в кровь 250 мл кислорода при его потребности 350 мл в минуту. Между тем разность между парциальным давлением кислорода в альвеолярном воздухе и его напряжением в крови составляет 70 мм. При этих же условиях в кровь может поступить 17 500 мл кислорода, а максимальная потребность в нем при напряженной мышечной деятельности находится в пределах 5000 мл. Если учесть, что при интенсивной мышечной деятельности в несколько раз возрастают легочная вентиляция и минутный объем сердца, то резервные возможности окажутся огромными.

Можно привести примеры из деятельности других систем организма. В период внутриутробного развития в яичниках закладывается 40 000—200 000 первичных фолликулов. Между тем за весь репродуктивный период у женщины созревает 500—600 фолликулов.

Стенка сонной артерии выдерживает давление 20 атм. Между тем известно, что даже при патологии давление в этом участке сосудистой системы редко превышает одну треть атмосферы. Подобных примеров можно было бы привести очень много. Все это не расточительность природы, а свойство живого, развившееся в процессе эволюции и являющееся основным условием эволюции и индивидуального развития. Это обеспечение надежности биологической системы.

Надежность биологической системы закреплена наследственностью. Вместе с тем она достаточно лабильна и обеспечивает потенциальные возможности расширения жизненных границ, что мы часто наблюдаем при изменении условий жизни, при тренировке и т.д.

В последние годы в нашей лаборатории накоплен значительный материал по онтогенезу системы свертывания крови, на примере которой можно иллюстрировать сказанное. Под системой свертывания крови мы понимаем органы или клеточные ассоциации, синтезирующие и утилизирующие факторы свертывания и антисвертывания, относительное постоянство последних в крови, определяемое регуляторными механизмами.

Указанная физиологическая система является филогенетически весьма древней. Своеобразие этой системы заключается и в том, что сам процесс свертывания крови представляет собой цепь сложных биохимических превращений, регулируемых нейрогуморальным механизмом.

Изучение становления и развития системы свертывания крови в период эмбрионального развития производилось путем определения концентрации прокоагулянтов и антикоагулянтов у живых человеческих плодов. Кровь была исследована начиная с 14 недель внутриутробного развития.

Фибриноген, наличие которого является обязательным условием гемокоагуляции, довольно четко определяется у плодов 17—20 недель, т.е. на V акушерском месяце. До этого срока кровь не свертывается: при длительной инкубации крови этих плодов с тромбином иногда выпадают хлопья или рыхлые нити, но фибриновый сгусток не формируется. Концентрация фибриногена у 17—20-недельных плодов равна 20 %, т.е. 62 мг % при норме для взрослого 300—350 мг %.

Появление фибриногена свидетельствует о начале функционирования клеток паренхимы печени, где происходит его биосинтез. В этот период проявляют свое действие и ферментативные группы, участвующие в образовании фибриногена.

Одновременно с фибриногеном в крови появляется фактор V, концентрация которого равна примерно 7 %.

Наконец, следующий прокоагулянт — протромбин, синтезируемый также в паренхиме печени, появляется в крови на 21 — 22-й неделе жизни плода. Его уровень в этот период равен 63 % нормы взрослого.

Таким образом, в клетках паренхимы печени из изученных факторов синтезируется несколько прокоагулянтов: фибриноген, фактор V, протромбин. Однако их биосинтез начинается в разные сроки и с разной интенсивностью. Это обстоятельство позволяет допустить наличие в клетке нескольких систем ДНК — РНК и ферментативных групп, вступающих в действие в разные сроки и с разной интенсивностью. Следовательно, принцип гетерохронизма распространяется на развитие внутриклеточных биосинтетических процессов, на молекулярные взаимоотношения.

Следующий компонент системы свертывания крови — гепарин, самый мощный биологический антикоагулянт, — появляется в крови на 23 — 24-й неделе, почти на уровне содержания его у взрослого. Через месяц его концентрация удваивается. Столь высокая концентрация гепарина у плода, быть может, объясняется тем, что в этот период развития в крови появляются и другие мукополисахариды, которые существующими методиками не отдифференцировываются. Следует учитывать, что гепарин — не только самый мощный биологический антикоагулянт, но и одновременно он обладает антивоспалительным, антигистаминным и антигиалуронидазным действием, повышает устойчивость к гипоксии, способствует поддержанию нормальной проницаемости сосудистой стенки, действует как жиропросветляющее вещество, усиливает фагоцитоз и пиноцитоз. Возможно, что интенсивная его продукция на этом этапе развития связана с широким спектром действия.

Из широкого спектра действия гепарина следует выделить его способность повышать устойчивость организма к гипоксии. Возможно, что биологическая значимость высокого содержания гепарина в крови плода заключается именно в повышении устойчивости к недостаточной оксигенации, которая наблюдается в период внутриутробного развития.

Как же функционирует система в целом, когда ее элементы появляются в разные сроки и с разной интенсивностью? Ответ на этот вопрос может дать определение общего интегрального показателя — скорости свертывания.

Сформирование сгустка наступает на 21 — 22-й неделе внутриутробной жизни. Что касается скорости свертывания, то время рекальцификации, т.е. коагуляционной способности крови, на 24-й неделе равно 80 секундам, что примерно соответствует норме взрослого организма. В дальнейшем время рекальцификации подвергается лишь небольшим колебаниям.

Итак, на 24-й неделе внутриутробной жизни, когда концентрация прокоагулянтов колеблется в пределах 20—60 %, скорость свертывания крови находится примерно на уровне зрелой системы. Несмотря на это, развитие системы продолжается: биосинтетические процессы усиливаются. Надо полагать, что дальнейшее развитие в значительной мере связано с созданием резервных возможностей, иначе говоря, осуществлением принципа избыточности, т.е. повышением биологической надежности физиологической системы.

Одновременно с изучением процессов гемокоагуляции у плода исследовались те же процессы у матери. Такое сопоставление с большой достоверностью показало отсутствие какой-либо зависимости концентрации фибриногена, фактора V, протромбина и гепарина в крови плода от их концентрации в крови матери.

Молекулы указанных выше факторов не проходят через плаценту, и поэтому их уровень, как мы уже указывали, обусловлен структурной и функциональной зрелостью паренхимы, готовностью системы ДНК — РНК и ферментативных групп к биосинтезу. Как было показано Е. В. Кравковой (1954), с 5-й недели печень начинает функционировать как кроветворный орган. Лишь к концу III месяца закладывается костный мозг, по мере развития которого функция кроветворения в печени начинает угасать. До 20-й недели основным кроветворным органом является печень. После наступления этого срока в ее структуре начинает успешно развиваться паренхима, которая до этого занимала незначительное место. Со сроками структурной перестройки печени совпадает формирование системы свертывания крови.

Ребенок рождается с определенным уровнем надежности физиологической системы. Концентрация факторов в первые дни после рождения колеблется в пределах 30—60 % от их содержания у взрослого человека, за исключением концентрации фактора VIII, или антигемофилическото глобулина. Этого фактора, по литературным данным, в 1-й день жизни содержится столько же, сколько у взрослого человека. Как следует из названия, отсутствие фактора VIII обусловливает появление гемофилии. По-видимому, в силу особой важности этого фактора в гемокоагуляции эволюционно сложилось так, что уже при рождении его содержится максимальное количество.

Таким образом, надежность биологической системы максимально повышается именно в том звене, которое на данном этапе развития является наиболее важным. Это не значит, что остальные звенья системы или другие системы не развиваются. Речь идет о том, что на отдельных этапах онтогенеза то или другое звено приобретает решающее значение. Более того, именно в этот период имеются оптимальные условия для развития и прочного закрепления именно этой, а не другой функции.

В течение 1-го и 2-го года жизни детей концентрация прокоагулянтов и антикоагулянтов продолжает повышаться. За этот срок концентрация факторов повышается в 2—3 раза. Между тем на 7-й день после рождения скорость свертывания крови такая же, как у взрослого.

Наблюдаемое явление мы трактуем как дальнейшее повышение надежности биологической системы. Такое резкое повышение концентрации факторов свертывания и антисвертывания в данный период жизни ребенка, вероятно, связано с началом его хождения. С этого времени диапазон деятельности ребенка очень расширяется и, следовательно, возрастает угроза организму, в связи с чем и возникает новый уровень защитного процесса.

После окончания периода интенсивных эндокринных и функциональных перестроек в подростковом возрасте, отражающихся также на процессах свертывания крови, наступает относительная стабилизация, которая продолжается вплоть до 50—60 лет. Начиная с этого возраста в деятельности системы свертывания крови наступают заметные изменения, которые мы могли бы характеризовать как начало нарушения надежности физиологической системы. С 50—60 лет содержание фибриногена в крови повышается, и к 70 годам его концентрация увеличивается более чем в 1/2 раза и доходит в среднем до 575 мг %. Однако нарастание концентрации фибриногена продолжается дальше и вскоре достигает 650 мг %, удерживаясь на этом уровне вплоть до 100 лет и в более старшем возрасте (Н. Н. Кипшидзе, Н. Н. Джавахишвили, М. В. Тордия, 1963).

С 50 лет начинается неуклонное повышение концентрации фактора VIII — антигемофилического глобулина, способствующего гемокоагуляции. На этом этапе онтогенеза повышение концентрации фактора VIII становится явлением отрицательным, так как он способствует ускорению гемокоагуляции. Протромбин заметным изменениям не подвергается, а концентрация факторов V и VIII в половине случаев повышается и в половине снижается.

У значительной части пожилых людей и стариков фибринолитическая активность повышается. Возрастает также содержание гепарина. Однако концентрация его кофактора — антитромбина II — резко снижается. Уменьшается также концентрация антитромбина III. Анализ наступивших изменений свидетельствует о наличии гиперкоагуляции.

Таким образом, происходит явное нарушение надежности физиологической системы. Отчетливо усиливается способность крови свертываться, что сужает жизненные границы физиологической системы.

Состояние гиперкоагуляции в пожилом и старческом возрасте, наличие повышенной фибринолитической активности, что,

по-видимому, является ответной защитной реакцией на появившийся в организме фибрин, высокая концентрация гепарина, недостаточно активного ввиду низкой концентрации его кофактора, дают основание предполагать, что у этих возрастных групп в организме появляется фибрин, т. е. имеет место образование микротромбов, вызывающих мобилизацию защитных процессов. Этому способствуют измененная сосудистая стенка и гемодинамические нарушения, довольно часто встречающиеся у этих возрастных групп.

Образовавшиеся микротромбы немедленно лизируются, чем предупреждается их нарастание и возникновение внутрисосудистого тромба. Вместе с тем непрерывное образование микротромбов, хотя и лизирующихся, препятствует нормальному диффундированию кислорода через капиллярную стенку и приводит к старческой гипоксемии. Последняя, в свою очередь, как показано в нашей лаборатории, способствует тромбообразованию. Кроме того, надо учесть, что в пожилом и старческом возрасте преобладают явления повышенной реактивности симпатической нервной системы (Н. И. Гращенков, Г. Н. Кассиль, 1964).

Пока поддерживается динамическое равновесие между прокоагулянтами и биологическими антикоагулянтами, а также между интенсивностью тромбообразования и фибринолизом при достаточной лабильности регуляторных механизмов, возникновение серьезных тромбоэмболических осложнений предотвращается. Нарушение надежности системы свертывания крови, в чем большую роль играют снижение лабильности регуляторных механизмов и торможение восстановительных процессов, приводит к необратимым явлениям и возникновению внутрисосудистого тромбоза, что часто наблюдается у лиц старших возрастов.

Важным свойством биологической системы является ее способность к самоорганизации, к активному поиску устойчивого состояния, получившего название принципа ультраустойчивости.

Система свертывания крови, как и любая другая физиологическая система организма, находится в состоянии непрерывного колебания. Колебания происходят вокруг так называемой нормы. Колебания как в пределах физиологической границы примерно ±10 % от нормы, так и вне ее регуляторными механизмами возвращаются в физиологическую зону со стремлением к норме. Совершенство и быстрота возврата свидетельствуют о высокой надежности системы, что свойственно молодому возрасту. С возрастом в силу повышения инертности регуляторного механизма и самого субстрата замедляется возврат в физиологическую зону или наступает длительная задержка, что свидетельствует о нарушении надежности физиологической системы. Тем самым создаются условия для возникновения патологии — тромбозов или геморрагических диатезов.

Одним из способов, которым обеспечивается надежность биологической системы, является дублирование или резервирование.

По ходу экспериментов, проводимых в нашей лаборатории, мы обратили внимание на то обстоятельство, что после пребывания животного и человека в барокамере или после мышечной деятельности, т.е. в случаях, когда имеет место гипоксемия, наблюдается резко выраженный тромбоцитоз, названный нами миогенным тромбоцитозом. Естественно возник вопрос: имеет ли наблюдаемое нами явление тромбоцитоза физиологический смысл или оно побочный результат кроверaспределительных и кроветворных процессов?

До последних лет была известна единственная функция тромбоцитов — их участие в гемокоагуляции. Мы допустили возможность участия тромбоцитов в дыхании. Для проверки этого допущения был произведен спектральный анализ. Для тромбоцитов характерными оказались три полосы максимального поглощения, приходящиеся на длину волны 220—230, 255—265 и 412—415 Å. Последние полосы поглощения у тромбоцитов человека совпадают с таковыми у быка и лошади. Это обстоятельство представляет значительный интерес, так как указанные полосы поглощения характерны для дыхательных ферментов, типичны для тромбоцитов и у остальных клеточных элементов крови не обнаруживаются. Так как экстракты пластинок, как показали Гоучер и Качалоти (1957), окисляют восстановленный гидросульфитом цитохром млекопитающих, то надо полагать, что они являются активаторами дыхательных ферментативных групп и групп системы дигидрогеназ, чем способствуют более энергичной утилизации кислорода, что столь важно в условиях гипоксии.

Но тромбоциты, видимо, играют и более активную роль в дыхании. Подобное мнение у нас сложилось в результате качественного анализа тромбоцитов на содержание акцепторов кислорода. Как известно, в животном мире имеется три акцептора кислорода: ванадий, медь и железо. Это дает основание полагать, что тромбоциты помимо активирования дыхательных ферментативных групп принимают активное участие в транспорте газов. Таким образом, параллельно с основной эритроцитарной системой существует вторая, может быть, не столь важная, но дублирующая, резервная система.

В последние годы в американской и советской печати публикуются данные о том, что в эритроцитах имеются все тромбоцитарные факторы свертывания, которые освобождаются при разрушении эритроцитов и принимают участие в гемокоагуляции. Более того, оказалось, что лейкоциты также являются носителями факторов свертывания. Так выявляется дублирующая роль эритроцитов в процессах гемокоагуляции.

Изложенные материалы позволяют сформулировать следующие принципы надежности биологической системы: во-первых, принцип избыточности элементов управления и протекающего процесса; во-вторых, принцип дублирования или взаимозаменяемости, элементов регулирования и процесса; в-третьих, принцип совершенного и быстрого возврата к состоянию относительного постоянства; наконец, в-четвертых, принцип динамичности взаимодействия звеньев самой системы.

Итак, под надежностью физиологической системы мы понимаем такой уровень регулирования и такое соотношение элементов самого процесса, когда обеспечивается оптимальный ход процесса с резервными возможностями, с взаимозаменяемостью звеньев, с быстрым возвратом к исходному состоянию, с достаточной лабильностью или пластичностью, гарантирующей быстрое приспособление и перестройки.

Исследование развития физиологической системы с первых недель эмбриогенеза и до глубокой старости дало нам возможность выявить основные закономерности развития и функционирования физиологической системы на разных этапах жизни человека. Наши данные выявили роль и значение надежности биологической системы как основы развития.

Маркосян А.А. Развитие человека и надежность биологической системы // Основы морфологии и физиологии организма детей и подростков / Под. ред. А.А. Маркосяна. — М., 1961. — С. 5—41.

Раздел 2. ОРГАНИЗМ И СРЕДА

Э. ГЕЛЬМРЕЙХ

ОБМЕН ЭНЕРГИИ У РЕБЕНКА

I. РОЛЬ ТЕПЛООБРАЗОВАНИЯ В ОБМЕНЕ ВЕЩЕСТВ

Тепло — побочный продукт, а не цель обмена веществ

Чтобы правильно понять условия обмена энергии у ребенка, необходимо уяснить себе роль образования тепла в организме. Образование тепла не является целью деятельности клетки, а обмен веществ служит скорее для поддержания жизненного процесса; клетка живет преобразованием потенциальной энергии, причем теплота является побочным продуктом и конечным состоянием превращения энергии. Одной доставкой тепла клетка не может жить. Этот чрезвычайно важный для понимания процессов обмена энергии факт следует с настойчивостью подчеркнуть, и потому мы считаем уместным здесь привести также мыслиНоордена (Noorden) по этому вопросу, сформулированные им очень ясно: «Жизнь, поддерживаемая в клетке окислением, которое сопровождается развитием тепла, не может поддерживаться теплотой, образованной другими клетками или доставленной извне. Для сохранения нормальных функций необходим известный химический обмен; образование тепла является побочным, но не главным процессом. Обычно не потеря тепла регулирует в качестве первичного фактора теплообразование, а наоборот, потеря тепла приноравливается к образованию тепла, изменяющемуся в зависимости от деятельности органов». То же самое в сущности означает утверждение Рубнера (Rubner), что траты энергии, потребляемой организмом в состоянии покоя, для мышечной работы и для переработки пищи, сочетаются чисто количественно (т.е. только суммируются). Теплота, освобождаемая при работе и во время пищеварения, не может замещать и сберегать энергию, необходимую для потребностей основного обмена.

Количество теплоты, образуемой в процессе жизнедеятельности, постепенно освобождается, соответственно совершающему-

ся с известной постепенностью расщеплению пищевых веществ. В особенности большие молекулы белков и жиров при своем расщеплении проходят ряд интермедиарных, промежуточных ступеней, пока не достигнут конечной своей формы. Вследствие этого скрытая в них энергия не освобождается сразу, в один прием, а создается длительный, умеренный в своем движении поток энергии. При подобной, довольно равномерной продукции теплоты в связи с остающимися одинаковыми возможностями оттока ее возникает определенная степень нагревания организма. Таким образом, у теплокровного животного температура тела представляется как явление вторичное, как следствие данной интенсивности жизни. Так как устанавливающаяся при этом температура тела создает, по-видимому, оптимальные условия для жизнедеятельности, то это состояние поддерживается стойко путем регуляции, ввиду того что сложные высшие функции органов теплокровного животного предполагают как необходимое условие постоянство температуры.

Регуляция тепла

Организм располагает для поддержания постоянной температуры тела, несмотря на изменения внешней температуры, рядом приспособлений. Поскольку эти приспособления влияют на отдачу тепла, они объединяются под общим названием «ф и з и ч е с к а я теплорегуляция». Увеличение или уменьшение образования тепла с целью сохранения постоянного баланса теплоты называют х и м и ч е с к о й теплорегуляцией. Изменения в отдаче тепла связаны с совершающимися в организме с различной интенсивностью чисто физическими процессами, а именно со связыванием или выделением тепла (путем испарения воды) и отдачей тепла (путем проведения и излучения в более холодную окружающую среду). В находящемся в покое организме испарение воды играет менее значительную роль, по мере же возрастания мышечной работы оно все более выступает на первый план. Из органов, обслуживающих ф и з и ч е с к у ю т е п л о р е г у л я ц и ю, в первую очередь нужно назвать кожу, которая со своими многочисленными кровеносными сосудами может функционировать как система холодильных трубок. Испарение воды также обеспечивается в большей своей части кожей, главным образом по́том, но наряду с этим, может быть, играет роль еще испарение воды через саму кожу. Отдача водяного пара легкими зависит от степени вентиляции (энергии дыхания), так как выдыхаемый воздух (по крайней мере, в состоянии покоя) насыщен водяными парами. У молодого индивидуума с его хорошо функционирующими, способными к расширению сосудами часто достаточно сухой отдачи тепла, у стареющего же субъекта неподатли-

вые стенки сосудов не допускают сильного наполнения кожи кровью, вследствие чего физическая терморегуляция здесь нуждается еще сверх того в образовании пота. Кровообращение благодаря скорости и энергии движения крови в коже и легких может быть подспорьем теплорегуляции.

Проблема химической теплорегуляции представляет много спорного. Еще подлежит сомнению, происходит ли у человека при холодной внешней температуре усиление окислительных процессов в клетках исключительно с целью образования тепла при отсутствии видимой деятельности мышц. Если это и имеет место (Рубнер), то у человека оно играет лишь незначительную роль. Местами, в которых, как полагают, совершается теплорегуляция, считаются поперечнополосатая мускулатура и печень; некоторые авторы приписывают косвенное влияние на регуляцию также и щитовидной железе. Тот факт, что организм с целью компенсации прибегает к образованию тепла путем произвольных и непроизвольных мышечных движений (дрожание) при больших потерях тепла, не может входить в узкие рамки понятия о химической теплорегуляции.

Внешняя температура только тогда приобретает непосредственное влияние на обмен энергии, когда способность организма к регуляции исчерпана. Термические раздражения могут действовать двояким путем. Проявляющие свое действие через посредство кожных нервов холод и тепло мобилизуют теплорегуляцию. Напротив, когда действие холода при параличе теплорегуляции ведет к понижению температуры тела, *resp.* крови, то оно понижает обмен веществ, в то время как доставка тепла вместе с повышением температуры тела усиливает обмен веществ. Интенсивность обмена энергии при этом изменяется по тому же закону, что и при лихорадке. Внешняя температура может при мышечном покое действовать на интенсивность окислительных процессов только окольным путем, а именно путем изменения температуры тела.

У новорожденного и у очень молодого грудного ребенка выработка возможностей теплорегуляции еще весьма несовершенна; только при средней температуре окружающей среды организм в состоянии поддерживать свою собственную теплоту постоянно на нормальном уровне. Больше всего у них еще развита способность изменять степень кровенаполнения кожи; способность к видимому отделению пота (перспирации) в первые месяцы жизни отсутствует; обычно не наблюдается также и рефлекторное дрожание от холода (озноб), если не считать за таковое появляющиеся иногда у грудных младенцев при распеленании клонические судороги нижней челюсти. Мышечная работа, связанная с криком, несомненно, доставляет мерзнущему грудному ребенку тепло, хотя не следует думать, что эта реакция, возникающая от чувства неудовольствия, представляет целесообразный рефлек-

торный акт. Исследования различных американских авторов показывают, что крик весьма значительно повышает обмен энергии у новорожденного, в среднем на 65 % обмена в состоянии покоя (Бенедикт). Мерлин, Конклин и Марш (Murlin, Conklin и Marsh) принимают в среднем повышение на 100 %, т.е. допускают удвоение обмена во время крика. Неистовый крик с раскачиванием ножками может повысить основной обмен даже на 200 %.

Нежная, тонкая кожа ребенка при охлаждении лишь в незначительной степени гарантирует защиту от потери тепла. Известную компенсаторную защиту против теплопотерь дает особый характер распределения жира в организме молодого грудного ребенка; главная масса жира собрана в подкожной клетчатке, образуя как бы тепловой плащ, в то время как внутренние склады жира наполнены в меньшей степени.

У недоношенного ребенка теплорегуляция почти совершенно отсутствует. Он в этом отношении похож на пойкилотермический организм: температура его тела в значительной степени зависит от температуры окружающей среды.

И. ОСОБЕННОСТИ ДЕТСКОГО ОРГАНИЗМА

Если мы пожелаем охарактеризовать детский организм по сравнению с организмом взрослого, то нам придется отметить три главных свойства: малый объем (малость), рост и молодость. Эти три свойства характеризуют арену, на которой разыгрывается обмен веществ ребенка.

До сих пор на первый план обычно выдвигают рост: рост рассматривали как наибольшую нагрузку детского обмена веществ и считали его причиной высокого (по отношению к весу тела) обмена энергии у ребенка. Многие особенности, наблюдаемые у ребенка, объяснялись как результат склонности к росту, которому отводили господствующее место в экономии сил.

Молодость также всегда считалась характерным признаком ребенка. A priori признавалось, что юный организм должен обладать более интенсивным обменом веществ, чем более старый организм. Хотя имеющиеся по этому вопросу скудные исследования, по-видимому, подтверждают это воззрение, однако делалась та ошибка, что считали влияние возраста гораздо более значительным, чем это на самом деле имеет место.

Хотя рост и молодость играют большую роль в детской патологии, однако энергетическое их значение невелико по сравнению с третьим фактором — малостью, обусловливающей преобладающую часть физиологических особенностей обмена энергии у ребенка, поэтому в первую голову разберем влияние малости на детский обмен.

Ребенок представляет собой маленький организм

Энергетическое правило поверхности

Наиболее важное значение для понимания обмена энергии имеет тот установленный факт, что обмен этот представляет функцию поверхности. (В этом смысле употребляется в дальнейшем термин «поверхностная функция».) Величина обмена энергии находится в теснейшей связи со всеми измеряемыми в теле поверхностями, но отнюдь не с весом[1] его. Математически это можно выразить так: обмен веществ есть функция второй, а не третьей степени. Это становится ясным, если сравнить между собой обмены организмов различной величины. При сопоставлении калорийной продукции у крысы и быка мы видим, что количества калорий разнятся между собой не пропорционально разнице в весе обоих животных, а приблизительно пропорционально разнице в величине поверхностей их тел (или подобных поверхностей)[2]. Эти отношения сохраняют значение не только при сравнении животных различных видов, но и в такой же мере и при сравнении молодых и взрослых экземпляров одного и того же вида.

Следующее сопоставление Пирке (Pirquet) иллюстрирует обрисованные выше отношения. В качестве выражения обмена взято количество доставленной пищи (табл. 1).

Третий столбец показывает отношение между количеством доставленной пищи и весом тела; с увеличением размеров организма относительная потребность массы тела в пище все уменьшается: 1 кг тканей быка поглощает приблизительно 1/13 пищи, потребляемой 1 кг тканей крысы.

Потребность в пище (*resp.* обмен энергии) и вес, таким образом, не идут параллельно. Иначе обстоит дело с отношением между поверхностной функцией веса и потребностью в пище. Как видно из пятого столбца, отношение это колеблется в очень незначительных пределах и наибольшая разница не превышает 50 %, что заставляет признать наличие биологических отношений между обменом веществ и поверхностной функцией веса.

Несомненно, существующее в известных границах отношение между поверхностью тела и обменом веществ было признано как эмпирический факт, но от теоретического обоснования его пришлось отказаться, и оно было как частный случай подчинено гораздо более объемлющему правилу поверхностей. Это энергети-

---

[1] На практике чаще приходится сравнивать не поверхности тел, а условные функции поверхности, например площади квадратов, сторонами которых является так называемый «рост сидя». — *Прим. пер.*

[2] Автор во многих случаях использует понятие «вес» для обозначения массы, что с современной точки зрения считается неправильным

Таблица 1

	Вес тела, г	Суточное количество пищи в «Немах» (Nem)*	Суточное количество пищи, деленное на вес тела. Число «Немов» на кг веса тела	$(10 \times \text{вес})^{2/3}$ в см²	Суточная пища $(10 \times \text{вес})^{2/3}$ «Nem» на см²
Крыса	181	58	320	148	0,392
Новорожденный ребенок	2200	336	152	784	0,429
Шестилетний ребенок	18400	1970	107	3230	0,610
Взрослый человек	61400	3063	50	7230	0,423
Бык	632100	15200	24	34200	0,445
Наибольшее и наименьшее число	181:632100	58:15200	24:320	148:34200	0,392:0,610
Отношение	1:3500	1:261	1:13,3	1:231	1:1,56

* Питательную ценность продуктов Пирке исчисляет не в калориях, а в особой единице — в «Немах» (*Nem*). *Nem* есть питательная ценность 1 г молока, равная 2/3 калории. *Прим. пер.*

ческое правило поверхности (Flachenregel) [Гесслин (Hoesslin), Пфаундлер (Pfaundler)] гласит, что обмен веществ пропорционален величине $P^{2/3}$ **, т.е. поверхностной функции массы тела. Подобным же образом и Пирке уже с давних пор придерживается мнения об общей взаимозависимости между поверхностью и обменом веществ. У здоровых индивидуумов в общем существует параллелизм между численными величинами поверхности и кубического корня из квадрата веса.

Чтобы решить вопрос, что находится в причинной связи с высотой основного обмена, величина ли поверхности тела или количество дышащей массы протоплазмы (в степени 2/3), было устроено у живого человека искусственное разъединение поверхности и массы тела; для достижения последнего с помощью резинового бинта перетягивали одну или обе ноги высоко вверху настолько туго, чтобы кровеносные сосуды были совершенно сдавлены, благодаря чему значительная часть массы тела, именно ткань ноги, исключается из кровообращения, *resp.* из общей теплопродукции,

** $P^{2/3}$ означает $\sqrt[3]{P^2}$.

между тем как нервная функция кожи остается в сохранности. Поверхность перетянутой ноги продолжает воспринимать все виды чувствительности, и действие термических раздражений на обмен веществ продолжается. Если обмен веществ есть функция поверхности, то величина его не должна измениться, несмотря на перетяжку; если же обмен веществ представляет функцию массы тела, то он должен понизиться соответственно уменьшению количества ткани. На самом деле основной обмен во время перетяжки понижается и именно пропорционально уменьшению массы тела, чем и доказано, что фактором, определяющим теплообразование, является не поверхность тела, а масса тела в степени 2/3, т. е ($\sqrt[3]{\text{Вес}^2}$).

Всякие измеряемые в теле поверхности имеют принципиально такое же отношение к обмену веществ, как и поверхность всего тела. Это относится как к поверхностям, которые в действительности могут быть измерены на теле, так и к величинам, которые получаются путем вычисления. Простейшую форму подобной величины тела, выраженной в двух измерениях, и представляет число, означающее вес в степени 2/3. Это выражение $P^{2/3}$ лежит в основе «правила поверхности» (Flachenregel), а также Пфаундлера. Оно представляет арифметическое сведение величины трех измерений (именно веса, *resp.* массы тела) к мере поверхности, т. е. к величине двух измерений. <...>

Следствия из правила поверхности

Для правильного понимания различий между обменом энергии у ребенка и у взрослого очень важно уяснить себе следствия, вытекающие из правила поверхности. Причина особого положения, которое занимает детский обмен, кроется в стереометрическом факте, что при изменениях в величине подобно построенных тел изменяется отношение между поверхностью и объемом. Чем меньше тело, тем больше поверхность в отношении к объему, *resp.* массе. Для наглядной иллюстрации этих отношений представим себе ребенка в виде маленького куба с плотностью и длиной стороны, равными 1. Общая поверхность куба равна при этом 6, вес равен 1. Символом взрослого человека пусть служит большой куб, образованный сложением 8 маленьких кубов. Вследствие сложения отдельных кубиков половина их поверхностей стала невидимой. Общая поверхность большого куба равна лишь 24, т. е. половине суммы поверхности 8 малых кубов. Вес же равен 8. Отношение между общей поверхностью и весом у маленького куба составляет 6 : 1, у большого же куба — 3 : 1. Таким образом, единице поверхности у маленького организма соответствует меньшая доля массы, чем у большого организма.

Обмен веществ есть функция поверхности: если все количество образованных калорий оценивать по отношению к поверхности, то

теплообразование на каждый квадратный метр большого и маленького организма у ребенка и у взрослого принципиально одинаково. Обмен веществ у мыши не интенсивнее, чем у слона; у ребенка обмен совершается (в существенных чертах) не энергичнее, чем у взрослого. Если же расценивать обмен веществ на один кг веса тела, то расход энергии тем больше, чем меньше организм. С этой точки зрения единица массы живой ткани у ребенка производит большую энергетическую работу, чем у взрослого. Баланс энергии поэтому по мере роста тела становится все более благоприятным.

Важнейшее отличие детского обмена веществ по сравнению с обменом у взрослого заключается, без сомнения, в том, что речь здесь идет о меньшем организме, у которого сказывается изменение отношения поверхности к весу, *resp.* объему. С изменением величины тела поверхность изменяется во второй степени, вес же или объем — в третьей степени. Наряду с этим коренным различием другие влияния (молодость, рост) обнаруживаются в незначительной степени, так что они выступают отчетливо лишь при относительных величинах сравнения (например, при исчислении продукции калорий на каждый квадратный метр поверхности тела). При этом можно заметить, как ничтожно значение этих условий. Следствиям «правила поверхности» ребенок подчиняется так же, как и всякое маленькое животное, и разница между обменом энергии у ребенка и у взрослого человека есть прежде всего разница между большим и маленьким организмом. С этой точки зрения большинство отклонений детского объема объясняются чисто механически. Всякие гипотезы об особенностях обмена у ребенка сравнительно с таковым у взрослого человека приемлемы только в том случае, если они равным образом применимы также к в з р о с л ы м экземплярам крупных и мелких видов млекопитающих.

Чем меньше организм, тем меньше также отдельные органы в соответствии со сравнительно большими требованиями обмена веществ. У ребенка еще можно допустить, что это увеличенное бремя работы уравновешивается молодостью, целостью и свежестью ткани, относительно же маленького взрослого млекопитающего этого, однако, сказать нельзя.

Можно было бы думать, что более интенсивный — на единицу массы — обмен веществ маленького организма (при длительном предъявлении требований к нему) ведет к более быстрому изнашиванию и более раннему истощению, чем, может быть, и объясняется в общем меньшая продолжительность жизни маленьких животных по сравнению с большими (мышь — слон).

Увеличение нагрузки в зависимости от малых размеров организма касается главным образом таких паренхиматозных массивных органов, как железы и мышцы. Но также и полые органы, *resp.* их содержимое в маленьком организме, не находятся на

высоте требований сравнительно более интенсивного обмена. Общая полость кровеносных сосудов и сердца, *resp.* количество крови, принципиально у ребенка меньше и представляется менее благоприятной для обмена веществ, чем у взрослого. То же относится и к кишечнику, в смысле емкости его, и к полости мочевого пузыря. Легкое ребенка по среднему содержанию в нем воздуха также уступает содержанию воздуха в грудной клетке взрослого человека.

Напротив, различные (внутренние и наружные) поверхности тела вполне отвечают потребностям обмена веществ, так как они, как поверхности, представляют функции второй степени и принадлежат поэтому к тому же порядку математических величин, как и обмен. Поверхность кожи, всасывающая кишечная стенка, поверхность легочных альвеол, осуществляющая газообмен, находятся на уровне заданий обмена веществ у ребенка в такой же степени, как и у взрослого человека.

Кровообращение ребенка. Кровообращение служит обмену веществ — этими словами охарактеризована главная задача его в организме. Ясно, что между кровообращением и обменом веществ должны существовать самые тесные отношения: кровь является средой, поставляющей кислород[1] и пищу клеткам. Количество крови, предоставленное в каждую минуту в распоряжение клеток, должно быть приноровлено к потребности, *resp.* потреблению. При этом в первую очередь нужно иметь в виду доставку кислорода, которая не должна терпеть никаких перерывов, так как накопленного кислорода в сколько-нибудь значительном количестве в тканях, по-видимому, не имеется[2]. Если принять во внимание потребности всей совокупности клеток, то окажется, что объем крови, выбрасываемой сердцем в каждую минуту (минутный объем), пропорционален потреблению кислорода организмом. Количество крови, посылаемое в течение минуты левым желудочком к клеткам тела, должно содержать необходимое для жизни количество кислорода; если известна степень использования кислорода крови (во время покоя), то на основании количества потребленного в минуту кислорода легко вычислить приблизительный объем крови, выбрасываемый сердцем в минуту (минутный объем) для организмов различной величины. Содержание кислорода в артериальной крови составляет в среднем 19 объемных процентов количества крови, содержание кислорода в венозной крови составляет

---

[1] Так как красные кровяные тельца лишены ядер, т.е. интенсивность их собственной жизни уменьшена, и они поэтому для собственных нужд потребляют лишь незначительную часть переносимого ими кислорода.

[2] Быть может, изучение мышечного гемоглобина и печеночного пигмента расширит наши сведения по этому вопросу.

приблизительно 12 объемных процентов. Кислород, воспринимаемый в кровь вместе с дыханием, пополняет эту разницу и, следовательно, составляет приблизительно 7 объемных процентов или 1/14 количества крови, проходящего через легкие или какую-либо другую часть кровеносной системы (например, левый желудочек). Поясним это примером. Если количество воспринимаемого кислорода в течение минуты составляет 200 см^3, то оно соответствует 7 объемным процентам, или 1/14 количества крови, протекающего в течение этой минуты через легкие или через левый желудочек; 200 см^3, таким образом, составляют 1/14 минутного объема, весь же минутный объем в таком случае равен 2800 л.

Минутный объем представляет произведение из пульсового объема (Schlagvolumen) на частоту пульса. Если разделить минутный объем на число пульсовых ударов, то получается отдельный пульсовой объем.

Таблица 2 дает наглядное представление о приблизительной величине пульсового объема в разных возрастах.

Чтобы получить представление об общей величине сердца (Intra vitarn), следовало бы к внутреннему объему сердечных полостей, соответствующему приблизительно двум пульсовым объемам (так

Таблица 2

Возраст в годах	Вес тела в кг	Потребление кислорода в минуту на каждый см^3	Минутный объем в см^3	Частота пульса	Пульсовой объем
0	3	24	335	135	2,5
1/2	6	53	740	130	5,7
1	10	87	1220	120	10,2
2	12,7	104	1460	111	13,2
3	14,7	114	1600	107	15,0
4	16,5	123	1730	103	16,8
5	18	129	1810	99	18,2
6	20,5	140	1960	95	20,6
7	23	151	2120	92	23,0
8	25	159	2240	90	25,0
9	27,5	169	2370	88	27,0
10	30	179	2510	86	29,2
11	32,5	188	2650	84	31,6
12	35	195	2740	82	33,4
13	37,5	203	2850	80	35,7
14	41	214	3000	78	38,5
15	45	225	3150	76	41,4

как при жизни не все четыре полости сердца одновременно расширены диастолически), прибавить объем мышечной массы, причем 1 г мог бы быть приравнен 1 см^3. Измерения на трупе показывают, что отношения веса сердца к весу тела представляют в течение всей жизни почти постоянную, колеблющуюся лишь в узких пределах величину; вес сердца составляет в среднем 1/2 % веса тела. Если таким образом вычислить величину сердца, то получаются такие же цифры, какие, например, нашел Прейсих (Preisich) на трупе.

Несколько большее отклонение от постоянного отношения между весом сердца и весом тела наблюдается только у новорожденного, у которого отношение это равно не 5‰, а приблизительно 8‰. Эта большая сила сердца у новорожденного обусловливается тем, что сердце плода, которому приходится совершать большую работу вследствие необходимости преодоления плацентарного кровообращения, обладает большей силой.

Подчеркнем еще раз: минутный объем, ввиду его непосредственной связи с обменом веществ, есть функция второй степени и вследствие этого подчиняется отчасти правилу поверхности (Пирке). Напротив, пульсовой объем связан с величиной сердца, а сердце как часть тела (подобно всем отдельным органам) находится ко всему организму в отношении третьей степени. У индивидуумов различной величины с гомологичным строением тела пульсовой объем как функция третьей степени составляет всегда довольно постоянную кратную часть массы тела: как явствует из нашей таблицы, она соответствует приблизительно 1 % массы, *resp.* объема тела.

Большую частоту пульса у ребенка нельзя рассматривать как выражение «повышенного обмена» молодого организма: подобная частота является только следствием меньших размеров его, что ведет к изменению отношения между поверхностью и объемом. Так как у ребенка (т. е. с уменьшением величины тела) пульсовой объем уменьшается в третьей степени, между тем как минутное потребление уменьшается только во второй степени, то детское сердце должно опорожняться чаще, чтобы удовлетворять требованиям обмена веществ. Увеличение числа ударов пульса с относительным уменьшением пульсового объема представляет регуляторный акт, имеющий целью соответственным образом увеличить минутный объем.

Прочных отношений между величиной обмена веществ и частотой пульса, которые позволили бы делать определенные выводы, не было до сих пор найдено ни у детей, ни у взрослых.

Изменения в частоте пульса не всегда означают изменения в обмене веществ. При всех вертикальных положениях тела, при сидении, при опускании на колени, при стоянии происходит значительное увеличение частоты пульса, между тем как потреб-

ление кислорода в то же время увеличено в очень незначительной степени. Какая-либо мышечная работа, которая вызывалась бы сохранением вертикального положения тела, не может играть сколько-нибудь существенной роли в этом увеличении частоты пульса, так как подобное же учащение пульса имеет место и тогда, когда тело приводится в вертикальное положение без всякой мышечной деятельности. Мы назвали этот вид учащения пульса статическим ускорением пульса и полагаем, что он сочетается с уменьшением пульсового объема; происходящий при стоянии застой крови в нижних частях тела, по-видимому, удерживает часть крови общего кровяного тока, вследствие чего уменьшается наполнение сердца, которому для поддержания одинакового минутного объема приходится увеличить частоту пульса.

Более или менее значительное учащение пульса наступает также во время мышечной деятельности, но при этом соответственно интенсивности работы одновременно сильно повышено также потребление кислорода. Это увеличение числа ударов пульса находится в причинной связи с мышечной работой, и мы его поэтому назвали динамическим ускорением пульса. Повышенное потребление кислорода, характерное для динамического ускорения пульса, может сопровождаться увеличением пульсового объема или увеличенным использованием кислорода крови.

В некоторых случаях существует известный параллелизм между частотой пульса и основным обменом; об этом свидетельствуют исследования Шика (Schick), Кохена и Бека (Cohen и Beck). Эти авторы у больных в периоде выздоровления после некоторых инфекционных болезней (например, пневмонии) часто находили одновременно с брадикардией пониженный основной обмен в течение нескольких дней или недель. Брадикардию после инфекций, по мнению упомянутых авторов, не следует относить за счет раздражения блуждающего нерва, а ее нужно рассматривать как признак низкого основного обмена.

При лихорадке (у взрослого) повышению температуры на каждый градус выше 37 °С обычно соответствует увеличение частоты пульса на 7 ударов в минуту. Известно, что при брюшном тифе число ударов пульса увеличивается в меньшей степени, чем это следует по только что упомянутому правилу; напротив, при скарлатине и дифтерии оно увеличивается в большей степени. На основании вычислений Гари (Hari) можно признать, что лихорадочная тахикардия у ребенка выражена менее резко, чем у взрослого. Но специальных исследований по данному вопросу до сих пор еще не произведено.

Меньшая длина кровеносных путей у ребенка заставляет думать, что время обращения крови у ребенка меньше, чем у взрос-

лого, причем оно должно быть тем меньше, чем меньше организм.

Фирордт (Vierordt) на основании своих исследований, произведенных на животных, установил, что время обращения крови обратно пропорционально частоте пульса. Полученные им цифры, касающиеся человека, представлены в табл. 3.

Таблица 3

Возраст	Вес в кг	Частота пульса	Время кровообращения в секундах
Новорожденный	3,2	134	12,1
3-летний ребенок	12,5	108	15,0
14-летний ребенок	34,4	87	18,6
Взрослый	63,6	72	22,1

Время обращения в среднем равно 27 ударам пульса[1].

До сих пор еще не установлено как следует, имеются ли между малым и большим организмом существенные различия в количестве крови, рассчитанной в отношении к весу тела. Существенное значение имеет тот факт, что количество крови как функция третьей степени у малых и больших индивидуумов находится скорее в определенном отношении к весу тела, чем к обмену веществ, который предъявляет требования в порядке величин второй степени. Чем меньше организм, тем скорее должно происходить обновление крови при дыхании и тем чаще кровь должна проходить через легкое (а легкое — вентилироваться), для того чтобы меньшее количество крови могло удовлетворить требованиям большего обмена веществ. Эти отношения у нас были рассмотрены в связи с пульсовым и минутным объемом. Здесь идет речь только о значении крови как носительницы газов. Кислород крови почти целиком связан с гемоглобином. Так как это соединение химическое, то воспринимаемое количество кислорода возрастает не пропорционально давлению (как при физическом поглощении), а достигает почти максимума уже при давлении кислорода, имеющемся в атмосферном воздухе; при дыхании чистым кислородом может быть воспринято из крови лишь немного больше O_2, а при умеренно пониженном парциальном давлении кислорода гемоглобином связывается лишь немногим меньше O_2, чем при дыхании атмосферным воздухом. Благодаря участию гемоглобина, таким образом, поступление кислорода в кровь остается довольно

[1] Эти различия во времени обращения крови между маленькими и большими организмами должны приниматься во внимание, например, при исследовании замкнутого воздуха легочных альвеол (с целью определения напряжения углекислоты в венозной системе).

постоянным, и отдача кислорода ткани происходит всегда под одинаковым давлением. Воспринимаемое количество кислорода, таким образом, строго связано с количеством крови, или точнее гемоглобина. Иначе обстоит дело с углекислотой, так как последняя только частично связывается гемоглобином кровяных шариков, другая же часть ее вступает в соединение с имеющимися в изобилии в плазме щелочными основаниями (карбонаты, фосфаты, белковые вещества); даже все содержание CO_2 в крови не составляет и половины того количества, которое кровь вообще в состоянии воспринять. Правда, при увеличенном спросе на щелочи в крови происходит перемещение ионов с последующим окислением соков тела, вследствие чего организм принужден предупредить накопление углекислоты в крови, *resp.* в ткани, путем усиленной вентиляции легких.

Содержание углекислоты в крови находится в прямой зависимости от степени вентиляции, поглощение же кислорода, как изложено выше, независимо (в известных границах) от дыхания и регулируется только потребностью обмена веществ. В отношении углекислоты надо иметь в виду еще следующее: она не есть бесполезный продукт обмена веществ, подлежащий возможно скорейшему удалению из организма, а является необходимым для организма вспомогательным средством для установки реакции крови и тканей на постоянной оптимальной величине (Штрауб).

Дыхание ребенка. При разборе условий кровообращения обнаружилось, что между движением крови и количественным обменом веществ существует теснейшая связь. Наличность подобной же связи с обменом веществ надо предполагать также и у дыхания, которое имеет своей задачей осуществление в организме необходимого газообмена.

Различия в размерах тела между ребенком и взрослым (или изменение численного отношения поверхности к весу) должны влиять на дыхание, так как требования, предъявляемые к дыханию, изменяются во второй степени (соответственно потребностям обмена веществ), в то время как возможности работы (грудная полость — отдельный дыхательный объем) определяются как функции третьей степени. При дыхании, однако, отношения сложнее, чем при кровообращении, так как дыхание должно выполнять две различные задачи: 1) осуществлять газообмен и 2) поддерживать нормальную реакцию крови. Так как недостаток кислорода только в более высоких степенях действует возбуждающим образом на дыхательный центр, то при нормальных условиях раздражителем дыхательного центра является углекислота (при бессознательном дыхании). Как уже упомянуто, поглощение кислорода в известных границах не зависит от вентиляции (дыхания), так как кислород химически связан с гемоглобином. При нормальных условиях кровь вполне насыщена кис-

лородом, так что гипервентиляция (усиленное дыхание) не может увеличить связывания кислорода. Иначе обстоит дело с углекислотой: возможности связывания ее использованы едва ли до половины, благодаря чему уровень углекислоты находится в прямой зависимости от степени вентиляции. При уменьшении дыхательной деятельности содержание углекислоты в крови может увеличиться, продолжительное же усиленное дыхание понижает количество углекислоты в крови. Кровь в некотором роде составляет резервуар для углекислоты, уровень которой может легко изменяться под влиянием дыхательной деятельности.

Правило поверхности должно сохранять силу и по отношению к дыханию; оно заставляет предполагать существование у ребенка закономерных отличий от взрослого в дыхательном объеме, в частоте дыхания и в минутном объеме. Можно было ожидать, что у ребенка потребление воздуха понижено не пропорционально объему тела, а соответственно требованиям обмена веществ, т. е. приблизительно пропорционально поверхности тела. Обмен воздуха должен быть относительно тем больше, чем меньше организм.

В действительности, однако, исследования открыли у ребенка наличность сверх того еще непропорционально большой гипервентиляции, которая проявляется тем сильнее, чем меньше ребенок. Говоря о гипервентиляции, мы хотим этим сказать, что ребенок для осуществления необходимого для обмена веществ газообмена в легких нуждается в сравнительно больших количествах воздуха, чем взрослый.

При измерении дыхательных кривых, записанных спирометром, получается тем больший относительно дыхательный объем, чем меньше исследуемый ребенок. Если расположить детей по весу, то видно, что величины, выражающие дыхательный объем, не обнаруживают пропорциональности, так как величина отдельного дыхания у маленьких детей понижена не соответственно весу тела, а значительно менее[1]. Если же расположить дыхательные объемы по «функции поверхности» (например, по квадрату «роста сидя» или по потреблению кислорода при основном обмене), то при такой группировке обнаружится пропорциональность, но только трудно решить, имеется ли тут случайность или принцип. Во всяком случае, несомненно, что у ребенка в отличие от взрослого уже при отдельном дыхательном движении существует гипервентиляция, которая тем резче выступает, чем меньше организм.

Если принять во внимание, что ребенок дышит гораздо чаще, чем взрослый (от 35 до 40 дыханий в минуту у новорожденного, затем число это постепенно падает до 16—18 у взрослого), то

---

[1] Хильзингер (Hilsinger) недавно пришел к такому же выводу.

ясно, что дыхательный объем, к которому в сущности все сводится, у ребенка относительно значительно больше, чем у взрослого. В то время как у старших детей и у взрослых минутный объем колеблется около 8 л, у очень маленьких, двух- и трехлетних детей (при дыхании в спирометр) он немногим меньше, а именно равен от 5—6 до 7 л. Замечаемая уже в отдельном дыхании гипервентиляция еще значительно более усилилась в минутном потреблении воздуха. Эта длительная и физиологическая гипервентиляция в вышеуказанном смысле является самым выдающимся признаком детского дыхания.

Эта гипервентиляция проявляется также в составе выдыхаемого воздуха, а именно содержание углекислоты в нем с уменьшением величины тела все уменьшается. В то время как у взрослого содержание CO_2 равно приблизительно 4,5 %, у ребенка по мере уменьшения размеров тела находят все меньшие величины. У пятилетнего ребенка, например, весящего 14,4 кг, содержание CO_2 в выдыхаемом воздухе составляет в среднем 1,74 %.

До сих пор не произведено еще достаточно надежных исследований относительно состава альвеолярного воздуха у детей, хотя было бы интересно открыть те или другие различия между малым и большим организмом. Фицжеральд (Fitzgerald) и Галдан (Haldane) нашли у старших мальчиков и девочек несколько меньшие величины напряжения углекислоты в альвеолах, чем у взрослых мужчин и женщин; такой же результат дали мои собственные исследования. Однако клинические методы определения альвеолярного воздуха недостаточно просты, особенно у маленьких детей, чтобы из результатов исследований можно было сделать определенные заключения, так как они требуют вполне активного участия испытуемого индивидуума.

Трудно составить себе суждение относительно причины или цели детской гипервентиляции. По всей вероятности, в центре вопроса стоит здесь углекислота, и сама собой напрашивается мысль о регуляции равновесия между кислотами и основаниями. В этой связи необходимо указать на работы Гиорги (Gyorgy), Крузе (Kruse) и их сотрудников, которые у грудных детей находили несколько меньшее содержание углекислоты в крови по сравнению со взрослыми. Возможно, что гипервентиляция необходима для того, чтобы компенсировать существующие у ребенка анатомические затруднения для удаления углекислоты из тела. Относительно меньшее количество крови у ребенка должно доставить относительно большее количество углекислоты к легкому, причем, возможно, на помощь здесь приходит увеличенная частота пульса у ребенка.

Дальнейшим фактором, облегчающим диффузию CO_2 и способствующим соответственно быстрой отдаче избытка углекислоты, является большая разница в напряжении углекислоты в крови

и в воздухе альвеол. Тяга CO_2 в сторону альвеол, обусловленная меньшим напряжением ее в альвеолярном воздухе, должна рассматриваться как следствие детской гипервентиляции. Выражением этого, может быть, является вышеупомянутое меньшее содержание углекислоты в выдыхаемом воздухе.

Особенность детского дыхания есть факт, но объяснения его до сих пор являются лишь гипотезами. Маленький организм обладает по сравнению с большим организмом более объемистым дыханием, что обнаруживается не только при сравнении между ребенком и взрослым, но и в такой же мере также при сравнении между взрослым человеком и слоном. Слово «гипервентиляция» поэтому представляет собственно не совсем правильный термин и должно рассматриваться лишь как относительное понятие.

Пищеварительная деятельность у детей. Пищеварительный тракт имеет своим назначением обеспечить доставку энергии. Потребность в пище, *resp.* в количестве доставляемой пищи, соответствует обмену веществ и представляет функцию поверхности; размеры всасывающей поверхности кишечника относятся к тому же порядку величин и тем самым находятся вполне на уровне требуемой работы. Благодаря этому не существует переобременения детского пищеварительного тракта принимаемой пищей, поскольку дело касается всасывающей способности. Напротив, внутрикишечное пространство, *resp.* полость кишечника (см. сказанное выше относительно полых органов), у ребенка по сравнению со взрослым относительно меньше, чем это соответствовало бы требованиям обмена веществ и количеству доставляемой пищи. Поэтому желудочно-кишечная полость ребенка не в состоянии вмещать относительно равновеликие, адекватные обмену веществ количества пищи, как у взрослого, и должна поэтому снабжаться более частыми и меньшими порциями.

Эти замечания касаются только принципиальной стороны дела, фактически же имеют место различные модифицирующие приспособления. Некоторые авторы придерживаются того мнения, что сравнительно более обильный прием пищи ребенком предъявляет пищеварительным способностям его желудочно-кишечного тракта бóльшие требования, чем у взрослого. Склонность к расстройствам количественного характера (вследствие пищевых вредностей), преобладающим в патологии раннего детского возраста, не является следствием недостаточной кишечной деятельности; детский кишечник, правда, чувствителен и не защищен против инфекций и качественных вредностей, но нормальное свое задание он выполняет без какого-либо чрезмерного напряжения. Понятие о выносливости связано с клеточным перевариванием, с переработкой пищи в клетках. Кишечное переваривание делает пищу только способной к поступлению в кровь; самое существенное — это клеточное переваривание, и от него исходят расстройства, зависящие от нецеле-

сообразной в смысле количества пищи. Считаясь с этим фактом, пришлось заменить старое понятие о желудочно-кишечном катаре в грудном возрасте понятием о расстройстве питания, локализованном не только в кишечнике.

Абсолютно меньшая длина детского кишечника обусловливает меньшую продолжительность пребывания пищи в нем: с этим можно, пожалуй, поставить в связь более объемистые, более богатые водой испражнения ребенка.

Почечная деятельность у детей. И по отношению к почечной деятельности имеют силу следствия, вытекающие из правила поверхности. Почка ребенка, как паренхиматозный орган, относительно меньше, чем этого требуют нужды детского обмена веществ по сравнению с таковыми взрослого человека. Так как количество принимаемой жидкости в отношении к твердым составным частям пищи у ребенка и у взрослого приблизительно одинаково[1], то это означает, что детский организм получает в отношении к весу тела больше воды, чем взрослый, и соответственно этому должен также отдавать больше воды. *Ceteris paribus* детской почке пришлось бы справиться с большим количеством жидкости, но нагрузка ее уменьшается благодаря сравнительно большей поверхности кожи и более интенсивной вентиляции легких (принимающих участие в выведении воды из организма). Таким же образом надо объяснять себе наблюдения Эбеля (Ebel) и Тецнера (Tetzner), которые нашли, что у ребенка прибавка воды не увеличивала количества мочи, что находится в противоречии с наблюдениями у взрослого. Очевидно, у ребенка кожный и легочный путь используются для выделения жидкости из организма в гораздо большей степени, чем у взрослого. Это поразительное наблюдение, однако, нуждается еще в дальнейшей проверке.

Правило поверхности и мышечная работа. Существует еще целый ряд особенностей детского обмена веществ, которые должны рассматриваться как энергетические следствия правила поверхности. Сюда относятся все условия, при которых потребности и процессы, представляющие функции второй степени, вступают во взаимоотношения с приспособлениями организма, обнаруживающими функциональную зависимость третьей степени. При разборе обмена веществ при лихорадке мы уже упомянули о том, что для получения одинакового повышения температуры необходимо затратить тем меньше тепла в отношении к величине основного обмена, чем меньше подлежащая нагреванию масса тела. Уже по этой причине маленький ребенок склонен

---

[1] Концентрация пищи согласно Пирхе как у ребенка, так и у взрослого превышает таковую молока в $1^1/_2$ раза.

к бóльшим повышениям температуры, чем взрослый. В отношении мышечной работы также не существует простых аналогий между ребенком и взрослым. Из рассуждений Гесслина вытекает, что какова бы ни была величина организма, сумма (возможных) суточных работ находится в постоянном отношении к $P^{2/3}$. Эта внешняя работа покрывается из излишков суточного количества пищи и, следовательно, уже через посредство доставленной пищи находится в связи с правилом поверхности. Если, однако, определить количество затрачиваемой работы, необходимой для передвижения собственного тела и частей его, то окажется, что прирост работы для выполнения привычных движений тела повышает детский основной обмен тем в меньшей степени, чем меньше ребенок.

У ряда детей различной величины был определен расход энергии для сравнительно одинаковых (по величине и значению) движений тела. Так, заставляли больших и маленьких детей одинаковым или сходным образом поднимать ноги в положении на спине. У самых маленьких из исследуемых детей повышение основного обмена (в состоянии покоя и натощак) под влиянием описанного движения составляет 20—25 %. Чем больше ребенок, тем значительнее расход энергии на ту же относительно одинаковую по величине работу. У самых больших из исследованных детей расход энергии возрос во время мышечной деятельности по отношению к основному обмену на 80—100 %. Дети средней величины расходуют соответственно меньше энергии во время работы. Примененная методика сравнительно груба и позволяет делать определенные выводы только при совершенно ясных результатах. Но открываемые различия настолько велики и результаты, получаемые у различных детей, складываются в столь определенную и однозначную картину, что ясно выступает закономерность отношений. Чем меньше ребенок, тем меньше процентное повышение, которое испытывает обмен энергии под влиянием одной и той же сравнительно одинаковой по величине мышечной работы. Повседневная мышечная работа, производимая для передвижения собственного тела, играет в общем обмене ребенка гораздо меньшую роль, чем у взрослого организма. Ребенок расходует на свои движения гораздо меньшее количество энергии по отношению к основному обмену, чем большой организм взрослого человека. Этим объясняется, почему ребенок в возрасте игр может в течение целого дня находиться в неутомимой подвижной деятельности, совершенно невозможной для взрослого. Становится также понятным, почему при исследованиях обмена энергии у маленьких детей основной обмен мало повышается под влиянием видимого мышечного беспокойства, между тем как взрослые люди при таких обстоятельствах обнаруживают значительные нарушения основного обмена.

Эти на первый взгляд несколько странные факты могут быть вполне объяснены чисто физическими соображениями. Работа, совершаемая при движении ног, есть величина размерности 4, так как она представляет произведение из веса на пройденный путь[1]. Работа, *resp.* пропорциональный ей расход энергии, растет с увеличением размеров тела в порядке величин 4-й степени, между тем как основной обмен, с которым сравниваются расходы на работу, увеличивается во 2-й степени. В этом неравномерном нарастании заключается объяснение того факта, что движение, по форме своей сравнительно одинаковое, у ребенка в смысле затраты энергии представляет гораздо меньшую работу, чем у взрослого; при этом у маленького и большого организма на каждый килограмм-метр совершенной работы затрачивается приблизительно одно и то же количество калорий. (Различия в моментах вращения силы при произведенных вычислениях не приняты в расчет.)

Влияние правила поверхности сказывается также и в том, что с уменьшением размеров тела пищевые резервуары уменьшаются быстрее, чем потребности обмена веществ. Клинически это проявляется в повышенной склонности новорожденного и грудного ребенка к образованию ацетона; подобная склонность, по крайней мере отчасти, должна быть приписана более быстрому истощению относительно меньших запасов гликогена в печени и мышцах. Способность накопления жира значительно менее ограничена. Все же количество отложенного жира при одинаково удовлетворительном состоянии питания у ребенка сравнительно меньше, чем у взрослого, и потому при недостаточном питании или голодании у ребенка скорее исчезает жир и развивается картина атрофии. Запас горючего материала у ребенка в отношении больших требований его обмена веществ меньше, нежели у взрослого. Чем меньше организм, тем при прочих равных условиях быстрее наступит у него голодная смерть вследствие истощения запасов, если только ему не удастся понизить обычную интенсивность жизни и поддерживать ее на уровне *vita minima.* В этой связи интересно напомнить о том, что грудной ребенок откладывает свой запасной жир преимущественно под кожей, между тем как у взрослого имеются обширные склады жира также во внутренних органах.

Ребенок — молодой организм

Трудно определить точно содержание понятия молодости; как четко ни ограничивать его, всегда останется связь с понятием о

[1] То есть произведение величины, пропорциональной объему и, следовательно, относящейся к величине 3-го измерения, на путь (величину 1-го измерения).

росте. Вейсман (Weissmann) построил теорию, что (яйцевая) клетка может произвести только определенное число дочерних поколений. Рубнер утверждает то же самое только с энергетической точки зрения: живая субстанция может производить только ограниченное число жизненных действий для освобождения энергии из пищевых веществ. Ядро обоих воззрений заключается в ограничении индивидуальной жизни, так как запас жизненной энергии с умножением клеток и разложением пищевых веществ постепенно истощается. Пфаундлер не согласен с этим учением и утверждает, что причина ослабления жизненной энергии при росте и старении кроется не в живой протоплазме, а в увеличении препятствий и ухудшении условий жизнедеятельности. Ребенок отличается от взрослого не более высоким уровнем жизненной энергии, а более слабым торможением. Последнее возникает под влиянием необходимой для более объемистого организма дифференцировки (превращения протоплазмы в параплазму) и увеличивающегося образования промежуточных субстанций, затрудняющих для клеток обмен веществ. Но разбиваются не только структурные препятствия, но и вся внутренняя среда, в которой клетки живут: например, тканевые соки приобретают свойства, действующие тормозящим образом на рост: плазма взрослых животных не является пригодной средой для культивирования ткани *in vitro*, эмбриональные элементы плохо в ней размножаются. Какой бы теории ни придерживаться — теории постепенного истощения жизненной силы или теории возрастающих препятствий к проявлению ее — в силе остается факт, что в молодом организме деление клеток (и увеличение веса), равно и превращения в обмене веществ, совершаются гораздо быстрее, чем у взрослых, причем тем быстрее, чем моложе организм. Молодая ткань богаче клетками, более старая ткань содержит больше промежуточных субстанций, энергетически недеятельных (метаплазма или параплазма).

Энергетические различия между молодой тканью и тканью взрослых весьма незначительны. Для правильной оценки имеющихся различий необходимо отвлечься от следствий, вытекающих из малости детского организма. Обмен веществ в детских тканях на 1 кг веса гораздо больше, чем в тканях взрослого организма. Разница в первый период жизни превышает в три или четыре раза соответствующую величину у взрослого. Причина этого большего «сгорания» (большей теплопродукции) заключается в том, что детская ткань есть часть маленького организма. Молодость тут в сущности не играет никакой роли, так как такая же разница в величине сгорания существует также, например, между взрослой мышью и быком. Точно также существенного влияния молодости мы не находим при сравнении взрослого (по летам) карлика с ребенком равной величины. Разница в расходе энергии у того и другого большей частью незначительна, и умеренное понижение

потребности в калориях у карлика часто является только следствием его конституционально низкого обмена, который сказывается в телесной его отсталости.

Наблюдения, свидетельствующие о бо́льшей интенсивности обмена веществ в молодой ткани и которые не могут быть объяснены малостью организма, весьма малочисленны. В первую очередь здесь нужно упомянуть об исследованиях на самостоятельных молодых клетках, при которых найден бо́льший обмен веществ при дыхании. Подобные исследования были произведены Моравицем (Morawitz), а также Варбургом (Warburg) на красных кровяных шариках и Графе (Grafe) на белых кровяных тельцах. Основная идея этих исследований заключалась в том, чтобы в крови анемичных, *resp.* лейкемичных, субъектов получить тканевые элементы, которые были бы моложе кровяных телец, притом тем моложе, чем меньшей зрелости они достигли при отдаче их кроветворными органами в циркулирующую кровь (при тяжелых степенях болезни). Эти незрелые молодые клетки, как оказалось, обнаружили определенно большее потребление кислорода, чем нормальные кровяные тельца. У белых кровяных телец разница была значительно резче, чем у красных кровяных телец, так как эритроциты лишены ядра и уже по этой причине обладают пониженной жизненной энергией. Правда, эти клетки были выделены из общей связи организма и тем самым, может быть, были изъяты из действия нормальных законов обмена веществ.

Мы вовсе не склонны отрицать, что может существовать общий закон, согласно которому юные элементы ткани обладают более интенсивным обменом веществ, чем более старые клетки, но мы до сих пор не находим еще бесспорных доказательств этому.

Насколько мало нам ясна сущность функциональных различий между молодыми и более старыми клетками, настолько же мало нам известен характер анатомических и химических различий между ними. Единственный несомненно установленный факт — это бо́льшее содержание воды в молодых клетках. Самые молодые клетки первых стадий развития начинают (по Рубнеру) свою жизнь с содержанием воды в 95 %; ко времени появления ребенка на свет содержание воды в клетках еще превышает 70 %, затем оно постепенно падает, достигая у взрослого 66—67 %. В особенности клеточный белок, единственно важное в энергетическом отношении вещество, по-видимому, в значительной степени подвергается процессу обезвоживания, прогрессирующему с возрастом.

Пока нет еще достаточно данных для утверждения, что более сильное разбухание протоплазмы молодой клетки, представляющее до сих пор единственный действительно осязательный субстрат молодости, оказывает влияние на высоту обмена; для решения этого вопроса необходимы еще дальнейшие исследования. Зато из исследований Рубнера над дрожжевой клеткой, по-видимо-

му, вытекает, что менее концентрированное коллоидное состояние клеток оказывает ускоряющее действие на рост, *resp.* деление клеток. Эта регуляция клеточных коллоидов с целью постепенной концентрации протоплазмы представляет, по всей вероятности, одну из функций эндокринных желез, заведующих ростом.

При всех рассуждениях о молодости клеток не надо упускать из виду, что продолжительность жизни большинства видов клеток не велика и что поэтому организм ребенка содержит достаточно «старых» клеток, а организм взрослого содержит всегда также много молодых клеток.

Ребенок — растущий организм

В рамках настоящего сочинения проблема роста подлежит рассмотрению с энергетической точки зрения. Здесь нас интересует вопрос: обладает ли детский организм, именно в силу того что он растущий организм, относительно более высоким обменом веществ, чем организм взрослого человека? Для этой цели нужно провести резкую границу между ростом (в собственном смысле этого слова) и только накоплением запасных веществ. Рост есть увеличение клеточного состава организма. Такое увеличение клеточного состава при нормальных условиях сопровождается увеличением размеров и объема тела: это является материальным результатом процесса роста. Общепринятая терминология относит рост только за счет увеличения длины костей; однако с энергетической точки зрения было бы правильно обозначать как «рост» также всякое увеличение клеточного состава, *resp.* дышащей протоплазмы, например увеличение мышечной массы (гипертрофия) при тренировке. В биологическом понимании этого термина рост есть умножение живой субстанции.

И у взрослого человека имеет место постоянное новообразование клеток, но только с целью замещения изношенных и погибших элементов (клетки эпидермиса, кишечный эпителий и т.п.); действительного увеличения живой массы при этом, однако, не происходит. Подобное образование клеток с целью только пополнения убыли лучше не относить к понятию роста. Возможно ли увеличение дышащей протоплазмы без увеличения количества клеток — этот вопрос на основании наших теперешних знаний не может быть решен с определенностью. При положительном решении этого вопроса следовало бы допустить, что происходит не деление клеток, т.е. новообразование клеток, а увеличение количества протоплазмы в отдельной клетке. Явление избыточного потребления можно было бы, пожалуй, объяснить тем, что при обильной доставке пищи увеличивается количество дышащей протоплазмы в каждой отдельной клетке. Энергетические законы обмена веществ отдельной клетки и ее составных частей, ядра и

протоплазмы еще недостаточно изучены, несмотря на то, что здесь, может быть, и лежит ключ к разрешению многих вопросов обмена энергии всего организма. Энергетическая биология клетки должна была бы также заняться вопросом о значении величины клеток для высоты обмена, причем, возможно, выяснилось бы влияние количества клеток организма на потребление вещества.

Вызывает ли рост усиление процессов сгорания и можно ли с энергетической точки зрения приравнивать деление клеток к работе? Хотя до сих пор не удалось привести убедительных доказательств в пользу этого, однако, по всей видимости, вопрос этот разрешается в положительном смысле. По крайней мере, в отношении к непрямому делению ядра необходимо признать, что при этом имеет место известная работа, так как митоз сопровождается движением хромосом. И действительно, при сравнении обмена энергии у детей и у взрослых находят, что обмен с уменьшением интенсивности роста понижается. Для более наглядного уяснения себе влияний роста и молодости лучше всего при сравнении относить обмен у индивидуумов различного возраста к единице поверхности, так как таким путем исключается влияние различной величины тела и индивидуального веса. И при таком способе сравнения (приведении к единице поверхности) обмен веществ в первом году жизни оказывается более интенсивным, затем по мере увеличения размеров тела он постепенно понижается, сперва быстро, а затем более медленно, чтобы после достижения половой зрелости и установления окончательной величины тела сделаться постоянным на всю остальную жизнь. В этой эволюции обмена мы усматриваем главным образом выражение все уменьшающейся интенсивности роста; молодость при этом, по-видимому, играет гораздо меньшую роль, так как по прекращении роста, несмотря на увеличивающийся возраст, не происходит дальнейшего понижения обмена, и если оно происходит, то далеко не так отчетливо, как в периоде роста. Часть этого относительного повышения обмена веществ у ребенка должна быть наряду с этим отнесена за счет повышенной работы сердца (вызываемой увеличением частоты пульса) и ускоренного дыхания.

Таким образом, можно признать, что процесс роста сопровождается соответствующим усилением обмена веществ. Но это усиление обмена может быть замаскированным, так как оно может раствориться в пищевом усилении обмена, в избыточном сгорании. В дальнейшем этот вопрос будет еще подробнее разобран, пока же укажем лишь на то, что после привычного обильного питания уровень общего обмена веществ повышен, равно и уровень основного обмена, — физиологическое явление, названное нами плетопирозом. В общем ребенок растет в сколько-нибудь значительной мере только тогда, когда находится в состоянии плетопироза, алиментарного повышения обмена энергии. При

этом нельзя провести границу между повышением обмена энергии, которое можно отнести за счет процесса роста, и алиментарным повышением обмена. Нормально растущий ребенок в действительности получает столько пищи, что возникает плетопироз. Если бы он питался настолько скудно, что приостановился бы рост, то исчез бы также и плетопироз, и обмен веществ по обеим этим причинам дал бы меньшие цифры.

При формулировке последнего положения мы имели в виду только нормального ребенка, у атрофика мы наблюдаем другие отношения, так как он представляет не нормального ребенка с пониженным питанием, а ребенка с аномальной (по крайней мере, вторично) конституцией.

Чтобы расти, ребенок должен вводить в себя относительно бóльшее количество пищи, чем этого требует взрослый при том же образе жизни. Отложение вещества в теле составляет только часть этой доставки пищи; излишек необходим для получения плетопироза, который представляет до некоторой степени избыточный обмен (Luxusstoffwechsel), и продуктом этого избыточного обмена является рост, тоже своего рода избыточный процесс. Хотя в общем рост предполагает как необходимое условие энергичный обмен веществ, однако стремление к росту часто так сильно, что оно удовлетворяется и при незначительных излишках в пище, в первую очередь преимущественно перед другими избыточными процессами.

Если подумать, как медленно и незаметно совершается рост, то не покажется удивительным, что и расход энергии для этой цели может ускользнуть от наблюдения. Работа в каждый отдельный момент ничтожна и лишь путем постоянного суммирования минимальных приращений достигается конечный результат; необходимые в каждый отдельный момент траты на рост слишком минимальны, чтобы их можно было как таковые отдельно уловить.

Точными сведениями о влиянии роста на обмен энергии мы пока еще не располагаем.

Гельмрейх Э. Обмен энергии у ребенка. Предпосылки, разбор и применение в практике. — М.; Л., 1928. — С. 9—59.

И. А. КОРНИЕНКО

ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ОСНОВНОГО ОБМЕНА

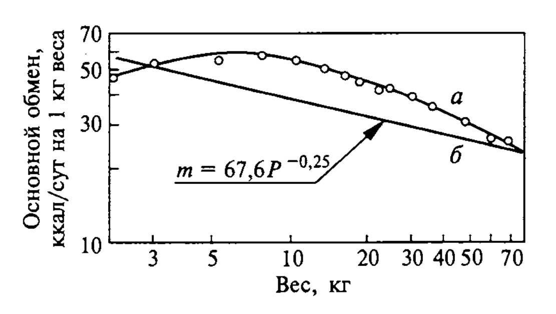
Под основным обменом понимается уровень теплопродукции организма в условиях мышечного покоя при температурных условиях, не вызывающих метаболических терморегуляционных реакций (в термонейтральной температурной зоне), и при минималь-

ной активности органов пищеварительной системы. Требования к условиям, в которых определяется уровень основного обмена, были сформулированы еще Магнус-Леви (Magnus-Levy, 1906). Эти правила могут быть четко выполнены при исследовании основного обмена взрослых людей. Показатели, полученные при учете этих условий, могут дать достаточно полную интегральную характеристику обмена у данного человека, связанную с окислительной активностью тканей в условиях покоя и зависящую также от относительной величины активной клеточной массы, веса скелета, объема экстрацеллюлярной жидкости, количества жировой ткани и т.д. Однако полностью соблюсти условия определения основного обмена на разных этапах индивидуального развития и оценить при этом роль каждого из перечисленных показателей является достаточно трудным делом.

Наиболее уязвимым местом при исследовании основного обмена в онтогенезе является трудность соблюдения температурных условий и возможные неоднозначные влияния специфически-динамического действия пищи. При этом фактор кормления, особенно в раннем возрасте, имеет большое значение для обеспечения спокойного состояния; голодание ведет к повышению двигательной активности, что делает невозможным исследование обмена в покое. Поэтому при определении уровня основного обмена в раннем возрасте фактором, связанным со специфически-динамическим действием пищи, как правило, пренебрегают, тем более что имеются данные о незначительной выраженности активации обмена после приема пищи в период молочного вскармливания (McCance, Strangways, 1954). В связи с этим регистрируемый уровень энергетического обмена часто обозначают как стандартный или, точнее, минимальный обмен. Ряд авторов пользуется понятием «основной» обмен, показывая кавычками, что не все классические правила определения основного обмена соблюдены. Некоторые трудности сопряжены также с необходимостью поддержания условий термонейтральных температур. Совершенно очевидно, что температура, при которой нет заметных метаболических трат на поддержание теплового гомеостаза (термонейтральная температура), с возрастом изменяется в связи с увеличением размеров тела, его пропорций и теплоизоляционных свойств поверхностных тканей. У новорожденных детей без одежды термонейтральная зона находится в пределах 32—34 °С при 50—70 % относительной влажности; у взрослых людей без одежды область термонейтральной температуры снижается до 26—28 °С (Mordhorst; 1933; Бартон, Эдхолм, 1957; M. Brück, Lemtis, 1958, 1960; K. Brück, 1961, 1970; Parmele, Brück, 1962).

Использование одежды как дополнительной теплоизоляции сдвигает зону термонейтральной температуры в сторону более низких величин. Так, у детей месячного возраста, одетых во фла-

Рис. 1. Возрастные изменения интенсивности основного обмена у детей, по данным Тальбота (*а*), в сопоставлении с соответствующими значениями величин основного обмена на единицу веса тела (*б*) по уравнению Клайбера (шкала логарифмическая)



нелевый комбинезон и покрытых пикейным одеялом (теплоизоляция порядка 2—2,5 clo) при 50 % влажности воздуха, область термонейтральных температур, по данным А. С. Блудорова (1954), составляет 20—21 °С.

При описании возрастных изменений основного обмена большое внимание уделяется постепенному снижению с возрастом интенсивности теплопродукции, рассчитанной на единицу веса (Benedict, 1919; Talbot, 1925, 1938; Лаббе, Стевенин, 1931; Выдро, 1952; Karlberg, 1952; Фрайдберг, 1954; Lee, Iliff, 1956; Brück, 1961).

Еще со времен Рубнера возникло предположение, что это снижение отражает «правило поверхности». В раннем возрасте по сравнению с более старшим относительная поверхность больше и, следовательно, подчиняясь «правилу поверхности», интенсивность обмена в расчете на единицу веса должна быть выше. Однако количественный анализ зависимости величины обмена от размера взрослого животного показал, что постулируемая зависимость обмена от веса в степени $^2/_3$ (0,66) не выполняется. В настоящее время для оценки количественной зависимости между размерами тела и величиной основного обмена пользуются эмпирическими формулами (Brody, 1945). Для широкого ряда млекопитающих, включая и человека, чаще всего используют формулу Клайбера (Kleiber, 1961)

$$M = 67{,}6 \cdot P^{0{,}75} \text{ ккал/сут},$$

где P — вес тела, кг. Соответственно величина обмена на единицу веса m рассчитывается по формуле

$$m = 67{,}6 \cdot P^{-0{,}25} \text{ ккал/(сут} \cdot \text{кг)}.$$

На рис. 1[1] сопоставляются величины интенсивности основного обмена ребенка по данным Тальбота (Talbot, 1938), с соответствующими значениями обмена для данного веса, рассчитанными по уравнению Клайбера. Видно, что кривые не совпадают.

---

[1] Нумерация рисунков и таблиц изменена составителями.

В первые месяцы жизни у новорожденных детей (доношенных и недоношенных) уровень обмена несколько ниже расчетного. Однако интенсивность обмена быстро нарастает, в возрасте 1 — 1,5 года достигает максимума, а затем снижается. По данным некоторых авторов, в пубертатный период отмечается небольшая интенсификация энергетических процессов (Колчинская, 1973).

Таким образом, величина основного обмена меняется с возрастом совсем не так, как это наблюдается в ряду взрослых животных разного размера по «правилу Рубнера» или близкому к нему уравнению Клайбера. Эти различия были отмечены авторами, исследовавшими основной обмен в широком возрастном диапазоне (Talbot, 1925; Гельмрейх, 1928; Аршавский, 1967; Brück, 1970).

Увеличение интенсивности обменных процессов в первые месяцы жизни связывают с перераспределением внутритканевого соотношения между объемами межклеточного пространства и активной клеточной массы (Brück, 1970). У новорожденных доношенных детей в первые часы после рождения объем экстрацеллюлярной жидкости составляет, по данным Синклера и соавторов (Sinclair et al., 1967), 44 % от веса тела; по данным Ю. Е. Вельтищева (1967), эта величина колеблется от 40 до 50 %. К годовалому возрасту объем экстрацеллюлярной жидкости снижается и составляет лишь 25 % (Friis-Hansen, 1959). Соответственно меняется и относительная величина активной клеточной массы (Burmeister, 1964; Sinclair et al., 1967). Эти цифры можно использовать для расчета возрастных изменений величины потребления кислорода на единицу активной клеточной массы (Brück, 1970).

В табл. 1 показано, что возрастание активной клеточной массы приводит к увеличению интенсивности основного обмена у детей к годовалому возрасту.

Таблица 1

Взаимосвязь между возрастом, весом, активной клеточной массой и интенсивностью метаболизма по Брюкку (Brück, 1970)

Возраст	Вес тела, кг	Экстрацеллюлярная жидкость, %	Активная клеточная масса, кг	Потребление кислорода		
				мл/мин	мл/кг · мин	мл · мин/кг активной клеточной массы
0 — 4 часа	4	44	2,24	20,0	5,0	8,94
1 год	10	25	7,50	82,0	8,2	10,90

При этом видно, что на единицу активной клеточной массы величина потребления кислорода даже выше, чем у новорожденных, однако точность произведенных расчетов не позволяет утверждать это с достаточной уверенностью.

Высказывается мнение, что высокий уровень обмена в раннем возрасте определяется энергетическими тратами на рост. Действительно, для процессов синтеза крупных полимерных термодинамически неустойчивых молекул необходимы затраты энергии, которые входят составной частью в обмен покоя. Однако обращает на себя внимание тот факт, что изменения интенсивности основного обмена не связаны с темпами роста. Действительно, максимальная интенсивность обмена наблюдается в возрасте около года, когда скорость роста резко притормаживается, в то время как наибольшее увеличение веса тела приходится на первые три месяца, когда интенсивность обмена невысока. Из этого, по-видимому, следует, что пластические внутриклеточные процессы, связанные с ростом, не столь уж энергоемки и их интенсивность мало влияет на уровень основного обмена. Так, на основании данных о дыхании развивающихся в яйце цыплят и куколок насекомых было рассчитано, что на построение 1 г сухого вещества протоплазмы необходимо затрачивать 3,5 ккал (Лондон, 1938). На основании этого можно показать, что в первые три месяца жизни энергетические затраты на рост составляют 24,5 ккал/сут, или 8—10 % от величины основного обмена. Проведенные на основании таблиц Аткинсона теоретические расчеты (Hommes et al., 1975) дают еще меньшие цифры: трехмесячный ребенок использует для синтетических процессов не более 2,5 % от общей потребности в энергии. Сходные результаты дает непосредственное измерение энерготрат, связанных с синтезом (Spady et al., 1976).

Снижение интенсивности основного обмена после 1,5-годовалого возраста многие авторы связывают с уменьшением относительного веса внутренних органов. Для онтогенеза человека такой расчет произвел Холлидей (Holliday, 1971). Он принял основной постулат о том, что в процессе онтогенеза интенсивность обмена всех тканей остается постоянной, и использовал имеющиеся сведения о величине потребления кислорода различными органами взрослого человека. Учитывая возрастные изменения относительного веса органов, он рассчитал их возможный вклад в основной обмен. Так, оказалось, что у взрослого человека метаболическая активность мозга составляет 23,3 % от основного обмена, печени — 26,1; сердца — 10,2; почки — 7,1; скелетных мышц — 28,0 %. В процессе онтогенеза относительный вес внутренних органов и скелетных мышц перераспределяется и вес внутренних органов снижается с 17 % у новорожденных до 5,1 % у взрослых (алломорфный рост). Особенно значительно меняется относительный вес мозга: с 12% у новорожденных до 2 % у взрослых. Относительный вес скелетных мышц, определяемый по креатининовому коэффициенту, в онтогенезе увеличивается с 20 % у новорожденных до 45 % у взрослых. На основании этих данных рассчитан вклад

различных органов в основной обмен человека различного возраста (табл. 2).

Однако результаты такого расчета вряд ли могут быть приняты полностью. На рис. 2 дано сопоставление изменения в онтогенезе относительного веса внутренних органов и мозга и возрастных изменений интенсивности основного обмена (по Talbot). Можно видеть, что в раннем возрасте (примерно до 1 года — вес 10 кг) изменение относительного веса внутренних органов не сопровождается изменением интенсивности обмена, более того, кривые разнонаправленны: величина обмена на единицу веса увеличивается, а относительный вес внутренних органов снижается. Начиная с годовалого возраста изменение относительного веса внутренних органов и изменение интенсивности основного обмена идут параллельно. Действительно, с 1,5-годовалого возраста обнаруживается тесная коррелятивная связь ($r = 0{,}92$) между величинами, характеризующими интенсивность энергетического обмена, и суммарным значением относительного веса внутренних органов и мозга. Можно сделать вывод, что снижение интенсивности основного обмена после 1,5 лет зависит от постепенного уменьшения вклада внутренних органов. Начиная с этого возраста интенсивность окислительного обмена внутренних органов, по-видимому, меняется мало.

О причинах повышения интенсивности обмена в более раннем возрасте говорилось выше (см. табл. 1). Увеличение в тканях плотности активной клеточной массы отражается также и в количестве митохондриальных ферментов. В главе I были приведены наши данные о значительном нарастании содержания цитохрома <u>*а*</u> в ткани мозга у детей в течение первого года жизни.

Таким образом, приведенное в табл. 2 соотношение может быть принято в первом приближении только для детей старше 1,5-годовалого возраста. Выводы Холлидея о вкладе различных органов и тканей в основной обмен у детей более младшего возраста вызывают сомнение.

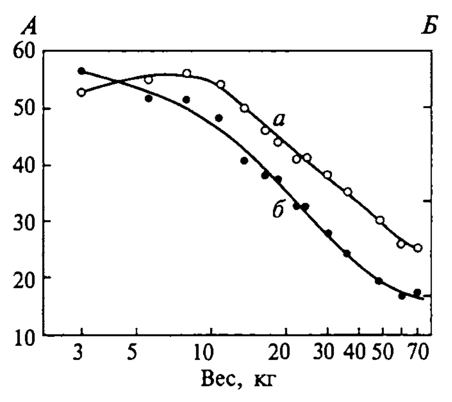


Рис. 2. Изменение интенсивности основного обмена (по данным Тальбота) в зависимости от веса (*а*) и изменение относительного веса внутренних органов и мозга (*б*) у человека от рождения до взрослого состояния:

А — основной обмен в ккал/день·кг веса тела; *Б* — вес мозга и внутренних органов в % к весу тела

Таблица 2

Возрастные изменения энергетического обмена мозга, скелетных мышц и их вклад в основной обмен (по Holliday, 1971)

Вес тела, кг	Основной обмен ккал/сутки	Вес мозга, кг	Обмен мозга, ккал/сутки	Вес печени, кг	Обмен печени, ккал/сутки
5,5	300	0,65	192	0,19	55
11,0	590	1,05	311	0,37	107
19,0	830	1,24	367	0,64	186
31,0	1160	1,35	400	0,94	272
50,0	1480	1,36	403	1,17	339
70,0	1800	1,40	414	1,65	478

Вес мышц, кг	Обмен мышц, ккал/сутки	Процент от основного обмена		
		обмена мозга	обмена печени	обмена мышц
1,21	21	64	18	7
2,57	45	53	18	8
6,67	117	44	22	14
11,59	204	35	23	18
21,20	373	27	23	25
28,30	500	23	27	28

В предыдущей главе уже приводились данные Е. А. Клебановой (1938), показавшей на примере постнатального развития мышей снижение потребления кислорода срезами печени начиная с первых дней жизни до взрослого состояния. Указывалась также работа Конрада и Миллера (Conrad, Miller, 1956), проведенная на крысах, начиная с месячного возраста. Авторы указывают, что снижение интенсивности основного обмена на единицу веса может быть рассчитано по эмпирическому уравнению, в котором потребление кислорода пропорционально весу в степени −0,5, т.е. снижение идет гораздо круче, чем следует из уравнения Клайбера. Анализируя причины, приводящие к снижению метаболизма с возрастом, авторы отмечают, что они не могут быть связаны с относительными изменениями в составе тела; поскольку относительная величина активной клеточной массы не меняется, несколько увеличивается количество жира, но зато уменьшается количество экстрацеллюлярной воды. Конрад и Миллер также обращают внимание на снижение относительного веса внутренних органов с возрастом. Однако их подсчет показывает, что таким способом, если признать интенсивность обмена внутренних органов неизменной, можно объяснить только 27 % от общего уровня снижения обмена, в то время как у крыс с 30-го по 120-й день

жизни уровень основного обмена на единицу веса снижается на 55 %. На этом основании авторы предполагают, что снижение основного обмена у крыс, по-видимому, определяется как изменением вклада внутренних органов, так и снижением уровня их окислительной активности. Подробная картина возрастных изменений потребления кислорода срезами различных органов приводится в монографии А. В. Нагорного, В. Н. Никитина и И. Н. Буланкина (1963).

Таким образом, для анализа возрастных особенностей уровня основного обмена необходимо учитывать как неравномерность скорости роста различных органов и тканей, так и степень изменения их окислительной активности.

В наших исследованиях мы попытались проанализировать возрастные изменения основного обмена с учетом данных о содержании цитохрома *a* в различных органах и тканях. При этом на основании абсолютного и относительного веса ткани рассчитывали содержание цитохрома *a* в исследуемом органе или ткани.

За уровень основного обмена принимали величину потребления кислорода животным в условиях минимальной двигательной активности при термонейтральной температуре среды. Исследования проведены на крысятах с первых часов после рождения до взрослого состояния. Температура в газообменной камере поддерживалась в пределах термонейтральной для данного возраста (табл. 3).

Результаты этих исследований показывают, что у крыс в процессе онтогенеза уровень основного обмена в первые дни низкий,

Таблица 3

Изменение основного обмена в онтогенезе крыс

Возраст	Температура в газообменной камере, °С	Потребление O_2, мл/100 г·мин	Количество
Новорожденные (12 часов)	35,5	2,55 ± 0,03	20
4 дня	34,0	2,68 ± 0,07	24
6—10 дней	33,3	2,69 ± 0,06 мин. 3,80 ± 0,09 макс. 3,26 ± 0,08 средн.	46
12 дней	32,0	3,34 ± 0,04	18
16 дней	31,5	3,46 + 0,02	16
20 дней	31,0	3,17 ± 0,05	12
25 дней	30,3	3,31 ± 0,03	18
30 дней	29,0	3,29 + 0,01	16
45 дней	28,5	3,04 ± 0,05	8
90 дней	28,0	2,34 ± 0,05	6

затем он достигает максимума в 16-дневном возрасте и постепенно снижается к взрослому состоянию. Картина несколько напоминает описанное выше возрастное изменение основного обмена в онтогенезе человека. В принципе такая же возрастная динамика энергетического обмена была описана для крыс и ранее (Эрматова, 1965). В этой работе измеряли потребление кислорода у крыс различного возраста при одной и той же температуре среды 20—22 °С. Эта температура гораздо ниже термонейтральной даже для взрослых животных. Поэтому цифры, характеризующие интенсивность обмена, были значительно более высокими за счет химической терморегуляции. Для предотвращения остывания крысят первых дней жизни помещали в газообменную камеру по нескольку особей в специально устроенном гнезде. Благодаря «групповому» эффекту крысята не остывали, но величина потребления кислорода была очень высока, что характерно для животных с активированной химической терморегуляцией. Так, для 4-дневных крысят она составляла 5 мл/100 г·мин, затем по мере развития терморегуляционных механизмов величина обмена у одиночного животного в 17-дневном возрасте достигала 10,4 мл/100 г·мин, что, по данным Тейлора (Taylor, 1960), соответствует уровню максимальной активации химической терморегуляции. В дальнейшем потребление кислорода снижалось в связи с увеличением размеров и теплоизоляции покровных тканей организма животного.

Таким образом, величина потребления кислорода, измеренная при температуре ниже термонейтральной для данного возраста, свидетельствует в первую очередь о возрастных изменениях терморегуляционных механизмов, хотя общая тенденция изменений интенсивности энергетического обмена совпадает.

Это совпадение, по-видимому, не случайно. Нами было показано (глава I), что у крысят 16-дневного возраста обнаруживается максимальное содержание цитохромов в бурой жировой ткани и печени. Кроме того, нами показана тесная связь между содержанием цитохромов во внутренних органах и интенсивностью основного обмена (рис. 3).

Несколько иная картина обнаружена в наших опытах на крольчатах. Основные особенности энергетического обмена выявились у животных первых дней жизни (табл. 4). Оказывается, у крольчат первых дней жизни в условиях термонейтральной температуры можно зарегистрировать как низкий (0,84 мл/100 г·мин), так и очень высокий уровень обмена (2,8 мл/100 г·мин). При низком уровне обмена регистрируется редкий ритм дыхания и сердцебиений. В естественных условиях крольчата первых дней жизни в периоды между кормлением (1 раз в сутки) находятся в гнезде с хорошей теплоизоляцией в состоянии глубокого сна с очень низким обменом. Вынутые из гнезда животные постепенно просыпа-

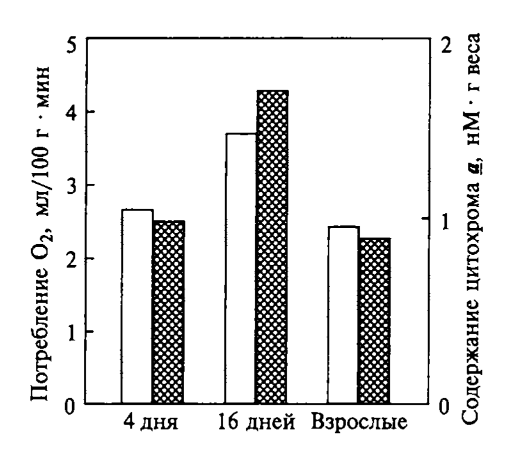


Рис. 3. Сопоставление величин интенсивности основного (белые столбики) обмена с изменением относительного содержания цитохрома *a* во внутренних органах (заштрихованные столбики) у 4-дневных, 16-дневных и взрослых крыс линии Вистар

ются, и обмен увеличивается. Поэтому в условиях эксперимента даже при одной и той же температуре среды и минимальной двигательной активности могут быть получены два уровня обмена (см. табл. 4). Изменчивость уровня основного обмена в термонейтральной среде была обнаружена и у крысят, но она менее выражена и проявляется в возрасте 6—10 дней (см. табл. 3).

Результаты этих наблюдений позволяют предположить наличие в определенном возрасте механизмов, способных регулировать интенсивность энергетических процессов в широком диапазоне. При этом можно представить, что уровень энергетического метаболизма зависит не только от развития митохондриального аппарата (количества митохондрий в клетках), но и от степени их активации. Оценка степени энергетической активности митохондрий *in vivo* представляется сложной задачей. Для

Таблица 4

Изменения основного обмена в онтогенезе кроликов

Возраст, дни	Температура среды, °С	Величина потребления кислорода, мл/100 г·мин	Частота сокращений сердца
2—3 (*n* = 11)	33	2,80±0,18	300
(*n* = 14)	—	0,84±0,28	140—160
4—7 (*n* = 8)	32	2,46±0,06	297±9,7
9—12 (*n* = 8)	30	2,00±0,08	295±10,5
15—17 (*n* = 10)	28	1,89±0,07	316±9,1
30 (*n* = 9)	26	1,58±0,16	—
60 (*n* = 5)	24	1,20±0,16	—

этой цели Чанс (Bradly, Chance, 1974) использовал данные об уровне флуоресценции НАДН и степени его окисления или восстановления.

Возможности использованного нами метода количественной оценки содержания цитохромов в органе в сопоставлении с величиной потребления кислорода органом или целым животным позволяют получить усредненную расчетную величину активности митохондрий, отнесенную к единице содержания цитохромов. Такую среднюю величину можно рассчитать даже для целого животного. Действительно, 4-дневный крысенок содержит в тканевом митохондриальном аппарате 18 нМ цитохрома *a* и потребляет 0,24 мл O_2 в 1 мин. Расчетная активность равна: 0,24 мл/мин : 18 нМ цитохрома *a* = 0,013 мл/мин · нМ цитохрома *a*. Для 16-дневного крысенка такой расчет дает 0,012 мл/мин · нМ цитохрома *a*, а для взрослой крысы — 0,008 мл/мин · нМ цитохрома *a*. Расчет приблизительный, вероятно, далеко не во всех органах и тканях обмен в состоянии покоя активирован в одинаковой степени. Однако он показывает интересную возрастную закономерность: расчетная активность митохондриального аппарата отчетливо снижается с возрастом.

Результаты этого приближенного расчета были подтверждены в опытах на изолированных митохондриях печени крольчат. В нашей лаборатории Г. М. Масловой (1970, 1971), И. А. Корниенко и другими сотрудниками (1970) была предпринята попытка изучить некоторые аспекты возрастных особенностей функционального состояния митохондрий печени крольчат первых дней жизни и взрослых животных.

Совершенно очевидно, что оценить функциональное состояние митохондрий после их выделения из тканей и исследовать их дыхательную активность при инкубации в искусственной среде — задача трудная, особенно при возрастных исследованиях. Выход митохондрий при проведении процедуры их изоляции из печени, если судить по содержанию цитохрома *a* в исходном гомогенате и в выделенном препарате, с возрастом не меняется. Однако концентрация цитохрома *a* в нМ на 1 мг митохондриального белка оказалась у 8 — 14-дневных крольчат 0,185, в то время как у взрослых она была равна лишь 0,105. Это говорит о том, что митохондрии печени крольчат раннего возраста содержат цитохромов почти в 2 раза больше, чем митохондрии взрослых. Эти различия в количестве дыхательных переносчиков в митохондриях необходимо было учесть при дальнейшей работе. Так, если приводить скорость потребления кислорода митохондриями обычным методом к количеству митохондриального белка, то будут получены заведомо большие различия в дыхательной активности митохондрий, что явно не будет соответствовать степени функциональной активности терминальных дыхательных ансамблей. Поэтому мы про-

изводили расчеты скоростей дыхания не на единицу митохондриального белка, а на нМ цитохрома ***а***.

При анализе окислительной способности митохондрий в первую очередь обращалось внимание на характеристики их состояний, соответствующих определенной активности тканей. В настоящее время стало очевидно, что при функционировании митохондрий в условиях *in vivo* в покое основная масса митохондрий находится в состоянии 4 по Чансу. Это состояние характеризуется хорошим обеспечением митохондрий кислородом и субстратами. Однако дыхательная активность подавлена в связи с тем, что она сопряжена с процессами фосфорилирования, а в покоящейся ткани основной обменный фонд аденилнуклеотидов, используемый для внутриклеточного транспорта энергии, оказывается в виде аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). Отсутствие соответствующих акцепторов фосфата и является основным тормозом клеточного дыхания. Повышение активности клетки ведет к затратам энергии и гидролизу АТФ. Появление акцепторов фосфата в виде аденозиндифосфорной кислоты (АДФ) приводит к активации дыхательной активности митохондрий (дыхательный контроль) и это будет продолжаться до тех пор, пока клетка будет тратить энергию макроэргических фосфорных соединений и поставлять митохондриям АДФ. В эксперименте, проводимом полярографическим методом, позволяющим в относительно короткий интервал времени регистрировать дыхательную активность митохондрий, активация дыхательной активности достигается добавками в среду инкубации определенных количеств АДФ. Дыхательная активность митохондрий при этом резко активируется. Учитывается время, затрачиваемое суспензией митохондрий на фосфорилирование каждой добавки. Акцептор фосфата оказывается исчерпанным, и митохондрии переходят из активного, 3-го состояния, в 4-е — торможение дыхания. Отношение скоростей дыхания в 3-м состоянии (V_3) к скорости дыхания в 4-м состоянии (V_4) составляет один из параметров, характеризующих митохондрии, и обозначается как дыхательный контроль (ДК) по Чансу.

$$\text{ДК} = \frac{V_3}{V_4}.$$

Другим показателем, характеризующим активность митохондрий в 3-м (активном) состоянии, является коэффициент АДФ/О.

$$\text{АДФ/О} = \frac{K}{V_3 \cdot \Delta\tau},$$

где $\Delta\tau$ — время фосфорилирования стандартной добавки АДФ; K — величина стандартной добавки АДФ.

Если величина ДК отражает степень связи процессов преобразования и аккумуляции энергии митохондриями с энергетически-

ми процессами в самой клетке, то величина АДФ/О характеризует функциональную организацию механизмов, определяющих процесс фосфорилирования АДФ в митохондриальной мембране и связь их с активностью терминальной дыхательной цепи. Чем больше величина АДФ/О, тем меньше затрачивается кислорода на фосфорилирование, тем соответственно выше коэффициент полезного действия митохондрий с точки зрения запасания энергии для дальнейших внутриклеточных метаболических процессов.

В ряде работ, посвященных исследованию состояния митохондрий у животных раннего возраста, отмечено снижение величины ДК, главным образом за счет увеличения скорости дыхания в 4-м состоянии, это было показано на новорожденных морских свинках (Кудзина, Евтодиенко, 1967; Кудзина, 1970; Ананенко, Гершкович, Кондрашова, 1966).

В более ранних работах, используя методику Варбурга, были получены результаты непосредственного определения коэффициента Р/О, т.е. число фосфорилирований в терминальной дыхательной цепи на каждый атом восстановленного кислорода. Исследователи отмечали более низкие значения Р/О митохондрий животных раннего возраста по сравнению со взрослыми (Северин, Скулачев, Киселев, Маслов, 1960; Скулачев, 1962; Скулачев и др., 1964). Указанные авторы обнаружили значительную лабильность и легкую повреждаемость при выделении митохондрий животных на ранних стадиях онтогенеза.

Нам удалось получить препараты митохондрий новорожденных кроликов в хорошем функциональном состоянии путем подбора условий выделения, о чем свидетельствует в первую очередь низкая скорость дыхания в 4-м состоянии, обычно легко нарушаемая при выделении.

Большое значение для выявления различий функционального состояния митохондрий имеет выбор среды инкубации. В работе Г.М. Масловой и Е.Н. Моховой (1969) было показано влияние состава среды инкубации на характер этих различий. Известно, что среды с большим содержанием сахарозы сглаживают различия между препаратами митохондрий. С другой стороны, в средах, содержащих большую концентрацию KCl, структура митохондрий становится более лабильной, что может способствовать выявлению функциональных различий.

В нашей работе использовали два варианта сред: № 1 — 0,100 М KCl, 0,052 М трис, 0,003 М K_2HPO_4; № 2 — 0,010 М KCl, 0,150 М трис, 0,003 М K_2HPO_4. В этих средах выявлены четкие различия состояния митохондрий новорожденных и взрослых кроликов. Результаты исследования представлены на рис. 4, на котором видно, что дыхание митохондрий печени 2—4-дневных крольчат отличается от взрослых кроликов значительной чувствительностью к добавкам АДФ. Митохондрии крольчат первых дней жизни больше

потребляют кислорода в 3-м состоянии, причем это сопряжено со снижением величины АДФ/О. Для фосфорилирования определенного количества АДФ необходимо большее количество кислорода, что говорит о том, что достижение высоких скоростей потребления кислорода связано с падением эффективности дыхательной цепи. Окисление и фосфорилирование несколько разобщены, однако это разобщение довольно своеобразно, поскольку при этом не снижается дыхательный контроль. Высокий показатель дыхательного контроля (см. рис. 4) связан у новорожденного крольчонка с очень низкой скоростью дыхания в 4-м состоянии и значительной активированностью в 3-м состоянии. О высоком дыхательном контроле митохондрий печени утиных эмбрионов свидетельствуют также результаты исследований В. И. Махинько и В. И. Щеголькова (1974).

Сопоставление данных, полученных при исследовании изолированных митохондрий, с особенностями энергетического обмена трудно и требует осторожности в выводах. Однако в нашем случае, когда именно в раннем возрасте у животных обнаруживается необычайно широкая вариабельность обмена в покое — от низких до самых высоких значений — невольно напрашивается сопоставление с картиной изменения дыхательной активности митохондрий крольчат первых дней жизни. На уровне митохондрий мы также видим возможность резко активировать и тормозить скорость потребления кислорода. Это позволяет полагать, что указанные особенности митохондрий отражают своеобразие тканевого энергетического метаболизма в раннем возрасте.

Возникает вопрос о механизмах, определяющих соответствующую настройку тканевого метаболизма и осуществляющих регуляцию уровня активности внутриклеточных процессов. Известна высокая чувствительность тканевых обменных процессов к катехоламинам в раннем возрасте. Можно полагать, что медиаторы

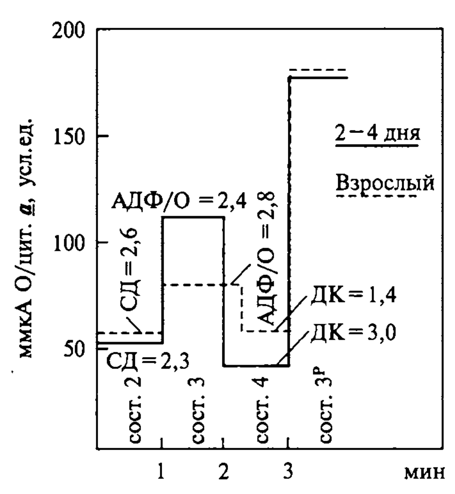


Рис. 4. Изменение скорости потребления кислорода митохондриями печени 3—4-дневных крольчат и взрослых кроликов на стандартную добавку АДФ и динитрофенола

По вертикали — потребление кислорода; по горизонтали — время, мин

Таблица 5

Изменение величины потребления кислорода (мл/100 г · мин) у крысят и крольчат после введения 2,5 мг/кг индерала в температурных условиях, близких к термонейтральным

Величина	Крысята		Крольчата	
	6—7-дневные при температуре в газообменной камере 33 °C (n = 10)	28—30-дневные при температуре в газообменной камере 29 °C (n = 11)	2—3-дневные при температуре в газообменной камере 33 °C (n = 12)	13—14-дневные при температуре в газообменной камере 29 °C (n = 7)
Исходная величина потребления кислорода	3,72 ± 0,14	3,32 ± 0,05	2,92 ± 0,04	1,93 ± 0,12
Потребление кислорода после введения индерала	2,52 ± 0,17	3,02 ± 0,06	2,13 ± 0,08	1,99 ± 0,13
Изменение в процентах к исходным величинам	32,0 ± 1,5	9,1 ± 0,8	27,3 ± 1,2	0

симпато-адреналовой системы, особенно норадреналин, действуя на бета-адренэргические рецепторы плазматической мембраны различных тканей, вызывают стимуляцию обмена даже в условиях, когда терморегуляторная теплопродукция не активирована.

Для проверки этого предположения была предпринята серия опытов, в которых крольчатам и крысятам различного возраста, помещенным в газообменную камеру, в температурных условиях, близких к термонейтральным, вводили небольшую (2,5 мг/кг) дозу индерала (блокатора бета-адренэргических рецепторов). Оказалось, что крысята 6—7 дней жизни под влиянием индерала снижают интенсивность обмена на 32 %, в то время как одномесячные животные в сопоставимых температурных условиях от той же дозы индерала снижают обмен всего на 9 % (табл. 5). Сходные результаты были получены и в опытах на крольчатах. Животные в возрасте 2—3 дней в условиях, близких к термонейтральной температуре среды, снижают потребление кислорода в среднем на 27,3 %, а 13—14-дневные крольчата в соответствующих температурных условиях на введение индерала не изменяли уровень потребления кислорода.

Можно было полагать, что высокий уровень обмена связан в основном с активацией энергетического обмена в бурой жировой ткани как ткани с большими энергетическими возможностями,

метаболизм которой в значительной степени зависит от воздействия симпатических медиаторов. Однако опыты на крысятах 6—7-дневного возраста, у которых экстирпировалась бурая жировая ткань, не подтвердили этого предположения. ... Таким образом, высокая интенсивность обмена может поддерживаться животными раннего возраста за счет активации митохондриального аппарата различных тканей и, вероятнее всего, внутренних органов. <...>

Таким образом, можно полагать, что высокий уровень энергетического обмена связан с особым состоянием митохондрий — их активированным состоянием, что и может объяснить высокий уровень энерготрат в раннем возрасте при относительно слабо развитом митохондриальном аппарате тканей. Дальнейшее преобразование в онтогенезе тканевой энергетики связано в первую очередь с развитием митохондриального аппарата... На рубеже возрастных этапов в связи с организацией или преобразованием физиологических функций интенсивное развитие митохондрий идет одновременно в ряде органов, о чем свидетельствует увеличение содержания цитохромов. При этом, как отмечалось выше, достижение максимального содержания цитохромов в том или ином органе совпадает с задержкой его роста.

На уровне целостного организма можно ожидать, что этот период будет связан с задержкой роста всего организма и высокой интенсивностью энергетического метаболизма. Действительно, у крыс линии Вистар в 16-дневном возрасте, когда наблюдается резкое торможение скорости роста, уровень основного обмена оказывается самым высоким (см. табл. 3, рис. 5).

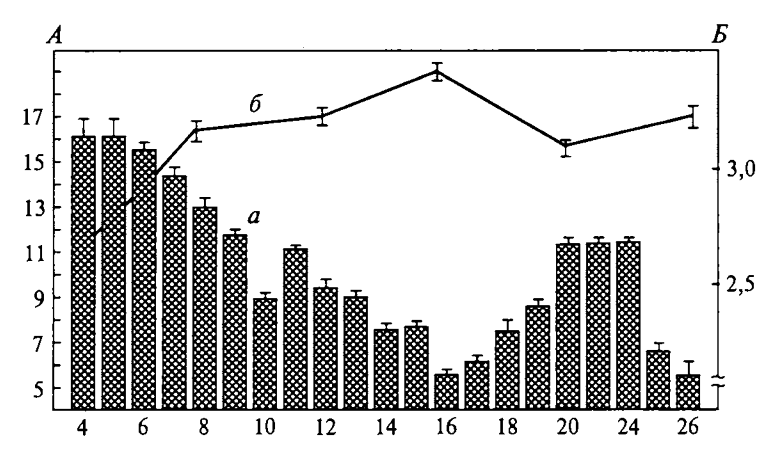


Рис. 5. Сопоставление изменений ежесуточных относительных привесов массы тела (*а*) и величин основного обмена (*б*) у крыс линии Вистар в течение первого месяца жизни:

А — относительная скорость роста, %; *Б* — потребление кислорода, мл/100 г · мин

Таким образом, возрастные изменения основного обмена определяются многими факторами, в том числе количественными характеристиками митохондриального аппарата, его функциональным состоянием, изменением относительного веса наиболее энергоемких органов. Для животных это, как правило, внутренние органы брюшной полости. Для человека большую роль играет энергетика головного мозга. Нами было показано, что в тканях мозга, дающих значительный вклад в основной обмен, задержка роста в возрасте 1—1,5 лет, связанная с дифференцировкой ткани, сопряжена со значительным увеличением содержания цитохромов.

Корниенко И.А. Возрастные изменения энергетического обмена и терморегуляции. — М.: Наука, 1979. — С. 33—48.

К. ШМИДТ-НИЕЛЬССЕН

ЗНАЧЕНИЕ ВРЕМЕНИ

Для мелких животных характерен более быстрый темп жизни, чем для крупных; они быстрее дышат, их сердце бьется чаще, они быстрее двигают ногами — все у них происходит быстрее. Имеет ли наше измеряемое часами время одинаковое физиологическое значение для крупного и для мелкого животного?

Сердце землеройки бьется с частотой 1000 ударов в минуту, а у слона может быть всего лишь 30 ударов. 1000 ударов сердца слона занимают около получаса, а у землеройки то же число ударов происходит за 1 мин. То же самое относится и к другим физиологическим функциям. Землеройка живет стремительнее, чем слон, и единица времени по часам для этих животных имеет разное значение. Очевидно, что физиологическое время — это относительное понятие и временная шкала животного определяется его размерами.

ВРЕМЯ И ЧАСТОТА: КАК ЧАСТО БЬЕТСЯ СЕРДЦЕ?

Поскольку меньшее по размерам сердце сокращается чаще, продолжительность каждого его сокращения короче. Частота и время сокращения связаны обратной зависимостью, т.е. частота представляет собой величину, обратную времени. И наоборот, время — величина, обратная частоте:

$$\textit{Частота} = \frac{1}{\textit{Время}}.$$

Эмпирическое уравнение для частоты сердечных сокращений ($f_с$) в зависимости от массы тела ($М_т$, кг) традиционно дается в ударах в минуту (Stahl, 1967):

$$f_с = 241 М_т^{-0,25}.$$

Время, необходимое для каждого удара ($t_с$, мин), или длительность одного удара, тогда будет равна

$$t_с = \frac{1}{241 М_т^{-0,25}}.$$

Пересчет $t_с$ на секунды дает коэффициент пропорциональности 0,249, и уравнение будет выглядеть так: $t_с = 0,249 М_т^{-0,25}$.

Для единицы массы тела $М_т = 1$ кг длительность удара сердца будет составлять 0,249 с, т. е. примерно 1/4 с. Это составит 4 удара сердца в 1 с или 240 в 1 мин.

Одна из физиологических частот, для которой существует много данных, — это частота дыхания у млекопитающих. По Сталю (Stahl, 1967), частота дыхания у млекопитающих равна

$$t_{дыхания} = 53,5 М_т^{-0,26}.$$

Обратное уравнение дает длительность каждого дыхательного движения ($t_д$, мин) в соответствии с выражением

$$t_д = \frac{1}{53,5} М_т^{0,26} = 0,0187 М_т^{0,26}.$$

Мы видим, что показатели степени в уравнениях для частоты сердечных сокращений и частоты дыхания существенно не различаются. Если мы определим отношение между частотой сердечных сокращений и частотой дыхания, то получим

$$\frac{f_с}{f_{дыхания}} = \frac{241 М_т^{-0,25}}{53,5 М_т^{-0,26}} = 465 М_т^{0,01}.$$

Показатель степени частного, равный 0,01, недостоверен и, следовательно, мы сталкиваемся здесь с общим правилом, гласящим, что на один дыхательный цикл в среднем приходится 4,5 удара сердца. Это отношение не зависит от размеров тела и в среднем должно выполняться для всех млекопитающих. Как обычно, нам следует помнить, что эти эмпирические отношения получены при усреднении и у любого данного животного можно встретить отклонения от общего правила. Тем не менее мы можем ожидать, что у всех млекопитающих частота сердечных сокращений в покое примерно в 4—5 раз выше, чем частота дыхания.

Птицы дышат медленнее, чем млекопитающие (дыхательный объем у них выше), и частота сердечных сокращений у них также ниже. Уравнения этих двух функций для птиц (Lasiewski, Calder, 1971) имеют следующий вид:

$$f_c = 155,8\,M_т^{-0,23};$$

$$f_{дыхания} = 17,2\,M_т^{-0,31},$$

а их отношение

$$\frac{f_c}{f_{дыхания}} = 9,0\,M_т^{0,08}.$$

Из этого уравнения м $\frac{f_c}{f_{дыхания}} = 9,0\,M_т^{0,08}$ ц на одно дыхание приходится в 2 раза больше ударов сердца, чем у млекопитающих. Для птицы массой 1 кг отношение будет равно 9,0, но поскольку показатель степени в частном достаточно высок, нельзя пренебрегать возможным существованием зависимости этой величины от размеров тела. Показатель степени 0,08 предполагает, что отношение частот должно быть несколько выше у более крупных птиц, но достоверно это или нет, определяется доверительным интервалом для величины показателя степени и величиной выборки. При уровне значимости 95 % доверительные интервалы для показателей степени будут соответственно равны: для частоты дыхания ±0,04, а для частоты сердечных сокращений ±0,06 (Calder, 1968). Это означает, что показатель степени, полученный при делении, нельзя считать достоверным. Пока у нас не будет новых данных, мы можем лишь сказать, что у птиц в общем на каждый дыхательный цикл приходится 9 сокращений сердца.

ИНТЕНСИВНОСТЬ МЕТАБОЛИЗМА И МЕТАБОЛИЧЕСКОЕ ВРЕМЯ

Интенсивность метаболизма служит наиболее важным показателем того, как быстро течет время для животного. Мы уже знаем, что удельная интенсивность метаболизма, или удельная мощность (P^* — мощность на единицу массы тела, $M_т$), при увеличении размеров снижается в соответствии с уравнением

$$P^* \sim M_т^{-0,25}.$$

Поскольку время обратно пропорционально скорости, метаболическое или физиологическое время изменяется при изменении размеров тела следующим образом:

$$t_{мет} \sim M_т^{0,25}.$$

Это такая же зависимость, какую мы получили для частоты сокращения сердца. У очень маленького животного каждое сокращение сердца длится ничтожную долю секунды, а у крупного животного сокращение сердца занимает значительно большее ре-

альное время. Это же соотношение справедливо для всех метаболических процессов: с увеличением размеров тела физиологическое время относительно абсолютного времени увеличивается. Эту взаимосвязь между метаболическим временем и реальным временем тщательно проанализировали Линдстед и Колдер (Lindsted, Calder, 1981). Они рассмотрели проблему биологического времени с разных точек зрения, и в том числе его влияние на разные стороны экологии животных.

Понятие физиологического времени можно применить ко всем типам процессов, имеющих скорость. Рассмотрим несколько примеров.

Скорость обмена глюкозы ($\dot{G}$)в органах млекопитающих связана с размерами тела так же, как и интенсивность метаболизма (Ballard et al., 1969). Удельная скорость обмена глюкозы ($\dot{G}^*$ мг/мин на 1 кг массы тела) изменяется в зависимости от массы тела ($M_т$, кг) следующим образом:

$$\dot{G}^* = 5{,}59 M_т^{-0{,}25}.$$

Время обмена глюкозы — величина, обратная скорости обмена, будет тогда выражаться как

$$t_G = \frac{1}{5{,}59} M_т^{0{,}25} = 0{,}179 M_т^{0{,}25}.$$

Это уравнение показывает, что время обмена (t_o) для 1 мг глюкозы у однокилограммового животного равно 0,179 мин, т.е. несколько больше, чем 10 с, и что время обмена растет с увеличением размеров тела.

Ряд скоростей других физиологических процессов, таких, как почечный клиренс инулина (Edwards, 1979) или время полувыведения лекарственного препарата (Dedrick et al., 1970), связан с размерами тела уравнениями, имеющими такие же или очень близкие показатели степени. Другими словами, скорости, а следовательно, и время обмена, время выведения, время полувыведения и т.д. во многих случаях прямо связаны с метаболическим временем и с физиологическим временем в целом. Таким образом, вполне оправданно использование скорости обмена в качестве показателя физиологического времени, и следует помнить, что реальное абсолютное время имеет очень разное значение для мелких и крупных животных.

ЖИЗНЬ: КАК ДОЛГО, КАК БЫСТРО?

Продолжительность жизни мелких животных соразмерна с высокими скоростями протекающих у них процессов: мелкие животные не живут очень долго. Однако, как мы увидим, мелкие и

крупные животные проживают приблизительно одинаковую по протяженности физиологическую жизнь.

Вернемся к одной из функций, рассмотренных нами ранее, — частоте дыхания. 30-граммовая мышь, которая дышит с частотой 150 раз в минуту, за свою 3-летнюю жизнь делает около 200 миллионов дыханий. 5-тонный слон, делающий 6 дыханий в минуту, то же число дыханий совершит за 40 лет. Сердце мыши, сокращающееся с частотой 600 ударов в минуту, за время ее жизни совершит около 800 млн ударов. Сердцу слона, сокращающемуся 30 раз в минуту, за всю жизнь слона положено сделать примерно такое же число ударов. (Бдительный читатель, видимо, уже подсчитал, что он мог бы уже умереть, поскольку его сердце, бьющееся с частотой 60—70 ударов в минуту, должно было совершить отведенное ему число ударов за 20—25 лет. К счастью, мы живем в несколько раз дольше по сравнению с тем, что могло бы следовать из размеров нашего тела.)

Когда речь заходит о продолжительности жизни животных, сведений оказывается недостаточно, и во многих случаях они ненадежны. Во-первых, что считать продолжительностью жизни? Должны ли мы брать среднюю продолжительность жизни животного в природе, где хищники или другие опасности могут оборвать его жизнь? Или мы должны использовать данные по максимальной продолжительности жизни в природных условиях, которые можно получить, прибегая к методам, таким, как кольцевание птиц и другим подобным приемам? Следует ли нам принять за норму продолжительность жизни в условиях неволи, когда у животного достаточно пищи, оно защищено от хищников и болезней? Или же мы должны использовать данные по максимальной продолжительности жизни в идеальных условиях неволи? Эти вопросы рассматривались рядом авторов, например: Sacher, 1959; Mallouk, 1975; Lindstedt, Calder, 1967, 1981.

Было обнаружено, что продолжительность жизни ($t_ж$, годы) млекопитающих в неволе изменяется в зависимости от размеров тела ($M_т$, кг) в соответствии с уравнением (Sacher, 1959)

$$t_ж = 11{,}8 M_т^{0{,}20}.$$

Такое же уравнение, выведенное для птиц в условиях неволи (Lindstedt, Calder, 1976), выглядит следующим образом:

$$t_ж = 28{,}3 M_т^{0{,}19}.$$

Эти два уравнения открывают поразительные факты. Как мы знаем, продолжительность жизни увеличивается с увеличением размеров тела. Кроме того, для птиц и млекопитающих показатели степени практически одинаковы. Однако когда речь заходит о числе лет, то оказывается, что при одних и тех же размерах птицы живут дольше, чем млекопитающие. Отношение между двумя ко-

эффициентами 28,3 и 11,8 равно примерно 2,5, т.е. птицы живут почти вдвое дольше, чем млекопитающие того же размера.

Следующий вопрос состоит в том, достоверно ли показатели степени 0,20 и 0,19 отличаются от показателей степени в уравнении для метаболического времени, т.е. от 0,25? В настоящее время ответить на этот вопрос практически невозможно. Доверительные интервалы показателей степени в уравнениях для продолжительности жизни в оригинальных исследованиях не приводятся, но если это и бывает, то оказывается, что продолжительность жизни и интенсивность метаболизма измеряли на разных выборках животных. Кроме того, продолжительность жизни значительно более изменчива, чем интенсивность метаболизма. Поэтому произвольный выбор животных для исследования продолжительности жизни с целью установления соответствующей зависимости может быть причиной значительно большей неопределенности результатов, чем это отражается в полученных на основе фактических данных доверительных интервалах показателей степени. Арифметические доверительные интервалы могут выглядеть очень заманчиво, но даже и статистические доверительные интервалы не обязательно отражают надежность данных, что обусловлено методом взятия выборки биологического материала.

ДОЛГАЯ ЖИЗНЬ И БОЛЬШОЙ МОЗГ

Ранее было отмечено, что человек живет значительно дольше, чем можно было бы ожидать, основываясь на размерах его тела. Известно также, что у человека мозг непропорционально велик по сравнению с размерами его тела. Это обстоятельство послужило предметом нескольких исследований по продолжительности жизни в связи с размерами мозга. Сэкер (Sacher, 1959), а также Маллук (Mallouk, 1975) предположили, что эта связь имеет важное значение, о чем пойдет речь ниже.

Если проанализировать зависимость максимальной продолжительности жизни от размеров мозга, то эта зависимость оказывается значительно более тесной, чем зависимость от размеров тела. На основе этого Маллук (Mallouk, 1975) высказал интересное предположение, согласно которому клетки мозга выделяют вещество, необходимое для организации восстановительных процессов в организме. В зрелом возрасте мозг млекопитающих не растет и «вещество жизни» более не синтезируется. Следовательно, особь располагает определенным количеством этого гипотетического вещества, которое постепенно расходуется в организме, и особь умирает от «естественных причин».

Птицы имеют гораздо меньший мозг по сравнению с размерами их тела, чем млекопитающие, но живут значительно дольше.

Это, однако, можно объяснить тем, что у них взрослая жизнь начинается с относительно большим запасом гипотетического вещества жизни в их меньшем мозге.

В любом случае относительно более долгая жизнь человека, в три или четыре раза превышающая срок, ожидаемый на основе размеров его тела, хорошо коррелирует с размерами нашего мозга, которые примерно в четыре раза больше, чем в целом у млекопитающих. Колдер (Calder, 1976), однако, считает, что усматривать причинную связь даже на основе высокой корреляции — просто глупость. Иронизируя по поводу гипотетического «вещества жизни», Колдер (Calder, 1976) пишет, что, как известно любому ученому, установление корреляции не означает установления причинно-следственной связи. Далее он показывает, что можно установить корреляцию продолжительности жизни, скажем, с размерами селезенки. У млекопитающих, говорит он, большая по размерам селезенка и более короткая продолжительность жизни.

Далее он в шутку постулирует выделение «селезеночного фактора старения» (Splenic senescence factor — SSS). Млекопитающие, у которых больше SSS, потому и живут меньше птиц, что у последних его меньше.

Хотя замечания Колдера были намеренно несерьезными, Маллук (Mallouk, 1976) ответил на них довольно сердито. Он подчеркнул, что связь продолжительности жизни с относительными размерами мозга значительно более тесная, чем любая другая аллометрическая зависимость или связь продолжительности жизни с относительной массой любого другого органа. На этом дело остановилось, и гипотетическое «вещество жизни» так и осталось гипотетическим.

РЕАЛЬНОЕ ВРЕМЯ

Животные живут в реальном мире и не могут избежать влияния реального времени. Суточный цикл и смена времен года одинаковы для всех нас, однако эти циклы имеют разное значение для мелких и крупных животных. Рассмотрим мелких животных с высокой удельной интенсивностью метаболизма и следствие такой интенсивности — большую потребность в пище. Нам важно знать, сколько энергии доступно животному и какова скорость ее использования. Отношение этих двух величин — энергия, деленная на скорость ее использования, — дает время выносливости:

$$\textit{Время выносливости} = \frac{\textit{Доступная энергия}}{\textit{Скорость ее использования}}.$$

Выясним теперь, надолго ли хватит ресурсов организма. Между приемами пищи у животного в желудке и кишечнике остается немного пищи. Однако самый важный вид энергетических запасов — это жир.

У мелких и крупных животных относительные количества запасаемого жира, по-видимому, несильно различаются, поэтому мы можем предположить, что запас жира пропорционален массе тела ($M_т^{1,0}$).

Интенсивность метаболизма животного пропорциональна $M_т^{0,75}$, и поэтому время выносливости пропорционально отношению этих величин, т.е.

$$\textit{Время выносливости} \sim \frac{M_т^{1,0}}{M_т^{0,75}} = M_т^{0,25}.$$

Из этого отношения видно, что время выносливости увеличивается при увеличении размеров животного и для мелких животных оно будет очень ограниченным. Мелкое животное должно питаться почти непрерывно. Ведущая ночной образ жизни мышь должна съесть достаточно корма, чтобы прожить день, а колибри поглотить достаточно нектара, чтобы его хватило на ночь. Эту задачу можно решить только одним путем — снижением интенсивности метаболизма. Именно это делают самые мелкие теплокровные позвоночные в то время суток, когда они не могут питаться, — впадают в оцепенение. У них падает температура тела, как следствие этого, снижается интенсивность метаболизма и время выносливости увеличивается.

Труднее для мелких животных переживать целый неблагоприятный сезон, например зиму. Решения этой задачи немногочисленны, но хорошо известны. Можно мигрировать в области с более теплым климатом, что и делают многие птицы. Мелкие млекопитающие не могут мигрировать на большие расстояния, но они могут запасать пищу. Однако наиболее оптимальное решение — это запасание жира с одновременным снижением интенсивности метаболизма в результате перехода в оцепенение, т.е. в зимнюю спячку. В этом случае время выносливости может растянуться на всю зиму.

Крупные животные переживают зиму легче; время выносливости у них больше. Медведи могут спать всю зиму без резкого снижения температуры тела или интенсивности метаболизма. Крупные животные с их более длительным временем выносливости легче могут преодолевать географические преграды. Крупные киты запасают гигантские количества жира, находясь в сезонных местах нагула, а затем могут совершать дальние океанские миграции, поглощая минимальное количество пища или без нее. Одни сутки абсолютного времени для 10-граммовой мыши могут соответствовать 2 мес 100-тонного голубого кита.

ХОЛОДНЫЙ ВЗГЛЯД НА ВРЕМЯ

Как мы видели, теплокровные животные, млекопитающие и птицы могут растягивать использование своих запасов на более длительные периоды времени, впадая в оцепенение. А как обстоит дело с холоднокровными позвоночными и беспозвоночными? Для них время имеет меньшее значение; оно должно быть менее постоянным, поскольку интенсивность обмена у них непостоянна или почти непостоянна. Интенсивность метаболизма и, стало быть, метаболическое время сильно варьируют в зависимости от всевозможных внешних факторов: питания, локомоции, а сильнее всего от температуры. Холоднокровные животные просто не обладают способностью поддерживать сколько-нибудь устойчивый метаболизм покоя, подобно тому, как это делают птицы и млекопитающие.

Вследствие этого к холоднокровным позвоночным и беспозвоночным нельзя применять обсуждавшиеся здесь принципы, разве что в самой общей форме. Когда у таких животных интенсивность метаболизма высока, время для них течет быстро, если же уровень метаболизма у них низок, то время тянется медленно. При низких температурах они становятся совсем неактивными или «впадают в спячку» и таким способом переживают целые сезоны неблагоприятных условий. В таком покоящемся состоянии многие животные могут растягивать ресурсы своего организма на длительные периоды, иногда занимающие целые годы.

Эта неопределенность интенсивности метаболизма (энергия в единицу времени) и является причиной того, почему у холоднокровных животных трудно определить значение физиологического времени. Это, конечно, делает невозможным и выведение масштабных закономерностей с такой относительной строгостью, как это мы делали для млекопитающих. Во всяком случае, при нынешнем уровне понимания масштабные принципы не удается применять непосредственно, если речь идет о временах и о размерах беспозвоночных.

Шмидт-Ниельссен К. Размеры животных: почему они так важны? — М.: Мир, 1987. — С. 157—165.

А. А. МАРКОСЯН, Х. Д. ЛОМАЗОВА

ВОЗРАСТНЫЕ ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМЫ КРОВИ

Начиная с Клода Бернара (Bernard, 1872) считается общепринятым положение о постоянстве внутренней среды организма высших позвоночных и человека как необходимом условии жизни его тканей. В процессе филогенеза организм теплокровных приобрел

это жизненно важное свойство и сформировались механизмы, его поддерживающие. Это постоянство нельзя понимать абсолютно: *филогенетическое и онтогенетическое развитие любой биологической системы возможно лишь при определенных, совместимых с жизнью границах колебаний процессов как в системе в целом, так и в ее отдельных звеньях.* Широкий диапазон колебаний интенсивности и характера функций является основным условием развития.

В течение онтогенеза в каждый возрастной период жизни кровь имеет свои характерные особенности. Эти особенности определяются уровнем развития морфологических и ферментативных структур органов системы крови, а также нейрогуморальных механизмов регуляции их деятельности.

В дальнейшем изложении последовательно приводятся возрастные изменения показателей крови, начиная с общих свойств крови (физико-химических, химических, биохимических), затем онтогенез форменных элементов крови, за этим следует онтогенез системы свертывания крови, изменения крови и ее свойств в разных условиях жизни и, наконец, рассматривается общий ход возрастных изменений в системе крови.

ОБЩИЕ СВОЙСТВА КРОВИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Общее количество крови. По отношению к весу тела у новорожденных количество крови составляет 15 %, у детей одного года — 11 %, а у взрослых — 7—8 %. У мальчиков количество крови несколько больше, чем у девочек (Bohleau, Knobloch, 1951). Следует учесть, что в покое циркулирует около 40—45 % крови, а остальная ее часть *находится в депо:* капиллярах печени, селезенки и подкожной клетчатки и поступает в общее кровяное русло при повышении температуры тела, мышечной работе, подъеме на высоту, при кровопотере.

Плотность (удельный вес) крови. У новорожденных плотность крови несколько выше (1,060—1,080), чем у детей более старших возрастов (Карницкий, 1901). Установившаяся с первых месяцев жизни плотность крови (1,052—1,063) сохраняется до конца жизни с небольшими колебаниями у взрослых и составляет в среднем 1,055—1,062 для мужчин и 1,050—1,056 для женщин.

Относительная вязкость крови велика в первые дни постнатального периода в основном из-за увеличения числа эритроцитов. К концу первого месяца жизни вязкость снижается и остается затем на более или менее постоянном уровне. У новорожденных первых 3—5 дней жизни вязкость крови, измеренная капиллярным вискозиметром Детермана по скорости протекания сравнительно со скоростью потока воды, оказалась почти в 2 раза больше, чем у взрослых, а именно 10,0—14,8. Постепенно сни-

жаясь, она достигает к концу первого месяца обычных цифр — в среднем 4,6 усл. ед.

Величина вязкости не зависит от пола: у девочек средняя величина относительной вязкости крови составляет 4,58, у мальчиков — 4,6 усл. ед. (Дорон, 1950). Изменение величин относительной вязкости крови у лиц пожилого и старческого возраста не выходит за пределы нормы (Wintrobe, 1946) — в среднем 4,5 при колебаниях между 3,5 и 5,4 (Кипшидзе и др., 1963).

Относительная вязкость сыворотки крови у детей всех возрастов (после периода новорожденности) составляет в среднем 1,88 усл. ед.

Биохимические свойства крови

У человека химический состав крови отличается значительным постоянством и мало меняется с возрастом. Наибольшие отклонения, если за норму принять содержание веществ в крови взрослых лиц, можно отметить в период новорожденности и в старческом возрасте.

Белки и аминокислоты крови. Содержание общего белка в сыворотке доношенных здоровых новорожденных составляет 568 ± ± 0,041 г% (Лаврова-Калиничева, 1962), у недоношенных новорожденных оно ниже и составляет 4,44 ± 0,104 г%. С возрастом количество белка увеличивается, особенно интенсивно нарастая в первые 3 года. К 3—4 годам содержание белка практически достигает уровня взрослых (6,83 ± 0,19 г%). Кроме того, следует отметить более широкие пределы индивидуальных колебаний уровня белка у детей в раннем возрасте (от 4,3 до 8,3 г%) по сравнению с взрослыми людьми, у которых пределы колебаний значительно меньше — от 6,2 до 8,2 г% (Лаврова-Калиничева, 1962; Тодоров, 1968). Более низкий уровень белка в плазме крови у детей первых месяцев жизни объясняется недостаточной функцией белковообразовательных систем организма (Казанцева и др., 1946; Потанин, 1958, и др.).

Качественный состав белков плазмы крови у детей всех возрастов одинаков. Общее количество аминокислот в крови у детей первых лет жизни на 35 % ниже, чем у взрослых. Так, в первый год жизни уровень аминокислот составляет 271,5; во второй год — 272,4; после 2 лет — 282,4; в то время как у взрослых содержание аминокислот соответствует 370,7 мкг/мл. Набор аминокислот в значительной мере зависит от вскармливания ребенка. В небольших количествах в плазме крови определяются следующие аминокислоты: серин, глицин, глютаминовая кислота, аргинин, метионин, цистин, лизин (Мамедова, 1964).

В течение онтогенеза определенным образом изменяется *соотношение между альбуминами и различными фракциями глобулинов в плазме крови.* В первые дни после рождения кровь обогащена

γ-глобулинами материнской плазмы, быстро распадающимися в дальнейшем. В первые месяцы жизни в крови снижено содержание альбуминов (3,7 г%) при относительно высоком уровне γ-глобулинов. Содержание альбуминов постепенно увеличивается к 6 месяцам в среднем до 4,1 г%, а к 3 годам составляет 4,5 г%, что близко к норме взрослого (4,6 г%) (Панченко, 1960).

Количество γ-глобулинов высокое в момент рождения, когда оно превышает уровень γ-глобулинов в крови матери, постепенно снижается, максимально падая к 3-му месяцу (12,35 % от общего содержания белков в плазме крови). Затем содержание γ-глобулинов несколько увеличивается, достигая к 3 годам нормы взрослого (17,39 %).

Высокое содержание γ-глобулинов в момент рождения и в ранние сроки постнатальной жизни, по-видимому, связано с тем, что γ-глобулины проходят через плацентарный барьер, т.е. плод получает их от матери. В течение первых 3 месяцев происходит разрушение γ-глобулинов, полученных от матери, уровень их в крови падает, нормализуясь к 2 — 3 годам (Josephson, Gyllen, 1957; Клайшевич, 1958; Панченко, 1960).

Содержание α1-глобулинов у детей до 1 года повышено (4,23 — 5,43 %), к 3 годам уровень их в крови нормализуется (3,09 %).

Несколько по-иному протекает установление концентрации α2-глобулинов. В первые полгода уровень их повышен (10,73 — 11,45 %), к 7 годам он постепенно снижается (до 8,18 %), а затем достигает уровня, характерного для взрослых (9,20 — 9,98 %) (Панченко, 1960). Содержание β-глобулинов также достигает взрослого уровня после 7 лет (Orlandini et al., 1952; Панченко, 1960; Николаева, 1964).

У недоношенных детей в первые дни постнатальной жизни на фоне более низкого уровня общего белка соответственно снижено содержание каждой белковой фракции (MacMurray et al., 1948). У лиц пожилого и старческого возраста (70 — 108 лет) уменьшается содержание альбуминов и повышается уровень всех глобулинов, особенно α2- и γ-фракций. Возникновение старческой диспротеинемии объясняется нарушением в этом возрасте обмена белковых веществ (Кипшидзе и др., 1963; Чакина, 1964).

Таким образом, белковый состав крови в течение онтогенеза претерпевает ряд изменений: от момента рождения до зрелости происходит увеличение содержания белков в крови, установление определенных соотношений в белковых фракциях. Функциональные возможности синтезирующих белки плазмы крови органов, прежде всего печени, относительно низкие в момент рождения, постепенно усиливаются, что приводит к нормализации белкового состава крови (сводка: Парина, 1967).

Липиды крови. Соотношение липидных фракций сыворотки крови новорожденных отличается от спектра этих веществ у стар-

ших детей и взрослых тем, что у них значительно увеличено содержание α-липопротеинов (47 ± 0,04 %) и понижено количество β-липопротеинов (52,19 ± 0,07 %). С возрастом уровень α-липопротеинов снижается, достигая к 14 годам 32 ± 0,32 %, а β-липопротеинов увеличивается до 68,00 ± 0,32 %, что близко к норме взрослых, у которых содержание α-липопротеинов колеблется от 24 до 37 %, а β-фракция — от 63 до 76 % (Борисова, Панова, 1966).

Концентрация общих липидов у новорожденных также снижена (371 мг %) (Столяренко, 1963). Однако уже на 4-й день после рождения она увеличивается примерно вдвое (805 мг %) (Brown et al., 1959).

Количество холестерина в крови детей первых дней жизни относительно невысоко, но увеличивается с возрастом. Отмечено, что при преобладании в пище углеводов уровень холестерина в крови повышается, а при преобладании белков — понижается (Леенсон, 1947). В пожилом и старческом возрасте уровень холестерина увеличивается, достигая максимума в 6-м десятилетии. Несколько снижаясь в дальнейшем, содержание холестерина остается все же выше, чем у лиц молодого и зрелого возрасте (Robinson, Le Beau, 1966).

Гликоген в крови детей колеблется по своему содержанию в довольно широких пределах — от 11,7 до 20 мг % при средней величине 16,6 мг %. У взрослых среднее содержание гликогена в крови равно 9,6 мг %, колебания в более узких пределах, чем у детей: от 7,5 до 11,5 мг %. Таким образом, для детей характерны более высокий уровень гликогена в крови, чем у взрослых, и более широкая амплитуда его колебаний (Генкин, 1939).

Глюкоза. Содержание глюкозы в крови детей ниже, чем у взрослых, особенно в первые дни жизни (Калинникова, 1935; Образцов, 1935; Поворинская, 1935; Бабич, 1948; Толкачевская, 1960). С возрастом количество глюкозы в крови увеличивается. Натощак в крови у грудного ребенка концентрация сахара колеблется в пределах 70—80 мг %, у более старших детей — в пределах 80—100 мг %, у детей 12—14 лет — до 120 мг %. У взрослых в среднем в крови содержится 100 мг % глюкозы (Тур, 1950). Отмечено нарастание уровня сахара в крови в начале периодов усиления деятельности желудочно-кишечного тракта, достигающее максимума к концу пищеварения и постепенно снижающееся во время покоя (Черкасов, 1936; Mayer, 1951).

Молочная кислота. Выражением повышенного гликолиза у детей является большое содержание молочной кислоты в крови. У грудного ребенка уровень молочной кислоты может на 30 % превосходить ее уровень в крови взрослых. С возрастом содержание молочной кислоты в крови у ребенка постепенно падает. Так, уровень молочной кислоты в крови у ребенка первых 3 месяцев жизни составляет 18,7 мг %, в конце 1-го года 13,8 мг %, а у взрослых — только 10,2 мг % (Лунц, 1935; Николаев, 1948).

Минеральный состав крови. Кальций. Содержание кальция у новорожденных доношенных детей составляет в среднем 11,29±0,22 мг%, превышая аналогичную величину для матерей (в среднем 9,97±0,23 мг%). У недоношенных новорожденных количество кальция в крови (в среднем 10,77±0,29 мг%) ниже, чем у доношенных, но тоже выше, чем у матерей (9,4±0,36 мг%).

С возрастом содержание кальция в крови несколько снижается.

Натрий. У новорожденных содержание натрия в сыворотке крови ниже, чем в другие возрастные периоды, и составляет 310,0—311,1 мг%. Постепенно возрастая, эта величина к 7—8 годам достигает 329—332 мг%, а затем в течение жизни мало изменяется (Comar, Bataclan, 1962).

По другим данным, содержание натрия в плазме у детей первого года жизни составляет в среднем 333,9 мг%, а в сыворотке крови — 33,04 мг%, в эритроцитах — 10,04 мг%. У детей старше 1 года в плазме — 325,2 мг%, а в эритроцитах — 52,67 мг% (Празднова, 1970).

У детей с 6 до 18 лет содержание натрия в крови колеблется в пределах от 170 до 220 мг%; в плазме — 280—350 мг%, а в эритроцитах — 47—160 мг%.

Калий. Концентрация калия в сыворотке новорожденных (19,8—20,6 мг%) выше, чем у детей дошкольного возраста (16,7—17,1 мг%). К 13—19 годам уровень калия снижается до 18,1 мг% у девочек и 17,5 мг% у мальчиков (Comar, Bataclan, 1962).

По данным Праздновой (1970), уровень калия в плазме детей первого года жизни достигает 18,76 мг%, в сыворотке — 19,7 мг%, а в эритроцитах — 303,41 мг%. У детей старше 1 года уровень калия в плазме несколько снижается (1,720 мг%), а в эритроцитах повышается (320,62 мг%). К концу первого года жизни содержание калия в крови детей достигает уровня взрослых. Соотношение К и Са после 6 лет колеблется в пределах от 18,64±0,28 до 20,90±1,21, составляя в среднем 19,12±0,10 (Калинникова, 1935). Каких-либо половых и возрастных отличий в уровне кальция, калия и натрия установить не удалось (Shoenthab, Lurie, 1933; Калинникова, 1935; Празднова, 1970).

Фосфор. У новорожденных количество общего фосфора в крови достигает в среднем 4,57±0,17 мг%. У недоношенных новорожденных — 4,92±0,39 мг%. У детей грудного возраста содержание общего фосфора повышается в среднем до 5,29±0,08 мг% (Шокина, 1962).

Неорганический фосфор в крови детей более старших возрастов составляет 4,2—4,4 мг%, при рахите содержание его снижено до 3,5 мг%. Для мальчиков от 7 до 15 лет средняя цифра неорганического фосфора в крови равна 3,97 мг%, для девочек этого же возраста — 3,86 мг%. У взрослых людей уровень неорганического фосфора в крови составляет всего 2,8 мг% (Некрасов, 1928; Федоров, 1930).

Количество органического фосфора в крови детей равно 6,02 мг%, а отношение неорганического фосфора к органическому как 1:1,5. В крови взрослого человека количество органического фосфора равно 8 мг%, а отношение органического фосфора к неорганическому колеблется от 2,4 до 3,5 (Федоров, 1930).

Цинк. Содержание цинка в крови детей от 1 до 13 лет ниже, чем у взрослых, и составляет 598±16 мкг%, а у взрослых достигает 656±19 мкг%. Так как цинк входит в состав карбоангидразы, то увеличение его содержания на раннем этапе развития организма, очевидно, связано с этим ферментом. Содержание цинка в крови не зависит от пола (Гордей, 1963; Дубина, 1964).

Железо. В крови детей раннего возраста содержится около 40—50 мкг% железа (Тур, 1960), причем у новорожденных в крови железа больше — от 55 до 167 мкг% (Ефимова, 1960). С увеличением возраста содержание железа в крови падает приблизительно параллельно снижению содержания гемоглобина и снова нарастает с переходом на смешанную пищу.

Ребенок рождается с некоторым запасом железа в печени, который постепенно расходуется. Запасы железа в печени новорожденных формируются в течение последних месяцев внутриутробной жизни.

Медь. Содержание меди в крови новорожденных у девочек (в среднем 40 мкг%) и у мальчиков (в среднем 93 мкг%) различно. К 3—5 годам уровень меди в крови увеличивается (120 мкг% у мальчиков, 176 мкг% у девочек), затем происходит постепенное его снижение и к 12—16 годам он достигает 101—118 мкг% (Приев, 1956) либо 108—145 мкг% (Бушмелева, 1962, 1963).

Другие микроэлементы. Кроме меди в крови новорожденных детей имеются кремний (0,0187 мкг%), алюминий (0,0349 мкг%), титан (0,0144 мкг%), марганец (0,0012 мкг%). Данных, характеризующих возрастную динамику этих микроэлементов, в литературе нет.

Ферменты крови. Угольная ангидраза в крови плода отсутствует. У новорожденных недоношенных детей ее очень мало, если принять активность угольной ангидразы взрослого за 100, то активность фермента в крови недоношенных новорожденных детей составляет от 4 до 24, а доношенных новорожденных колеблется от 12 до 72 (Горбунова, 1945; Бабич, 1948; Замкова, Рохленко, 1948; Карпова, Холезова, 1949).

Активность ферментов крови амилазы, каталазы, липазы, а также трансаминазы возрастает в течение первого года жизни. При этом на активности ферментов сказываются различные факторы: способ вскармливания, условия жизни, заболевания и т.д. (Титова, 1963).

У детей от 7 до 18 лет наблюдается обратная динамика: с возрастом активность амилазы крови снижается. Если активность ами-

лазы взрослых принять за 100, то у 17—18-летних она соответствует 148, у 15—16-летних — 168, а у 11—12-летних — 194 (Гаибов и др., 1959).

Содержание щелочной фосфатазы, принимающей участие в костеобразовании, претерпевает ряд изменений с возрастом. Если определять количество отщепившегося неорганического фосфора от органического фосфорного эфира при добавлении 1 мл плазмы (тестируя активность щелочной фосфатазы в ед./мл), то можно отметить волнообразное изменение содержания щелочной фосфатазы. К году содержание ее увеличивается, а затем постепенно снижается и к 16—18 годам достигает уровня взрослых (22 ед./мл).

Повышенное содержание щелочной фосфатазы в крови у детей, по-видимому, обусловлено усиленной деятельностью остеобластов, обеспечивающих нормальное формирование и рост костей. Остеобласты обладают способностью синтезировать щелочную фосфатазу (Пашковский, Сваричевский, 1960). Определение АТФ-азной активности показало, что в стандартных условиях инкубации 1 мл испытуемой плазмы обеспечивает накопление в среде от 0 до 25 мкг пирофосфатного фосфора. Активность этого фермента при исследовании эритроцитов крови детей тех же возрастов оказалась более высокой и колебалась в пределах от 70 до 176 мкг Р/мл эритроцитов (Шабалов, 1970).

ФОРМЕННЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ КРОВИ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Эритроциты. Количество эритроцитов в 1 мм^3 крови новорожденных колеблется в довольно широких пределах: от 4 500 000 до 7 500 000, в среднем 6 000 000 (Карницкий, 1901; Молчанов, 1921; Никифорова, 1940; Асанбаева, 1963). Наибольшее число эритроцитов наблюдается в первые часы жизни (7 500 000); затем это количество быстро понижается (6 200 000) и к 12-му дню жизни достигает относительной нормы (4 980 000).

Кровь новорожденных по содержанию эритроцитов отличается от крови детей более старшего возраста не только в количественном, но и в качественном отношении. Прежде всего отмечается отчетливый анизоцитоз в первые 5—7 дней жизни. Диаметр эритроцитов колеблется от 3,25 до 10,25 мкм. Кроме того, у новорожденных часто отмечаются пойкилоцитоз и полихроматофилия. Иногда в крови детей раннего постнатального периода жизни встречаются ядросодержащие формы эритроцитов.

У детей от 1 до 2 лет наблюдаются большие индивидуальные колебания в числе эритроцитов. Подобный широкий размах в индивидуальных данных отмечается также от 5 до 7 и от 12 до 14 лет, что, по-видимому, находится в прямой связи с периодами ускоренного роста.

У недоношенных новорожденных детей состав красной крови имеет свои характерные особенности. Общее количество эритроцитов колеблется от 7 225 000 до 4 450 000 в 1 $мм^3$. Отмечаются эритробластоз, ретикулоцитоз, полихромазия и анизоцитоз (Лубенская, Локшина, 1936). У лиц пожилого и старческого возраста отмечается снижение числа эритроцитов в среднем до 3 800 000 — 4 000 000.

С использованием метода цитоспектрофотометрии установлено изменяющееся с возрастом содержание в эритроцитах сульфгидрильных групп, гистидина, липопротеинового комплекса. С увеличением возраста детей от 4 до 13 лет содержание SH-групп и липопротеидов снижалось, а гистидина — увеличивалось (Рапопорт, Палия, 1970).

Осмотическая стойкость эритроцитов в гипотонических солевых растворах значительно выше у новорожденных детей и у детей грудного возраста, чем у детей старшего возраста и у взрослых (Локшина, 1937; Тодоров, 1968). Оценивая осмотическую стойкость эритроцитов по минимальной резистентности (верхняя граница осмотической резистентности, при которой гемолизируют наименее устойчивые клетки), максимальной резистентности (нижняя граница резистентности, при которой гемолизируют даже наиболее стойкие клетки) и амплитуде резистентности (интервал между нижней и верхней границей резистентности), Тур (1950) и Тодоров (1968) отметили более высокую верхнюю границу и более низкую нижнюю границу для новорожденных и грудных детей по сравнению со взрослыми.

Локшина (1937), определяя количество клеток, сохранившихся при инкубации в растворах NaCl разной концентрации, также обнаружила большую устойчивость эритроцитов у детей по сравнению со взрослыми.

Цветовой показатель у новорожденных первых 8 — 9 дней жизни колеблется в пределах от 0,9 до 1,3, у детей первого года жизни он равен 0,75 — 0,8, а от 1 года до 15 лет колеблется от 0,85 до 0,95, что близко к норме для взрослых лиц (Шабалов, 1970).

Гемоглобин. В период утробной жизни у плодов в первые 6 месяцев имеется особый «утробный» гемоглобин (HbF). С 7-месячного возраста проявляется «щелочно-устойчивый» гемоглобин, сохраняющийся у детей 3 лет, а затем сменяющийся «взрослым» гемоглобином (НВА). Гемоглобин плода имеет более высокое сродство к кислороду, чем гемоглобин матери. Кривая диссоциации оксигемоглобина плода человека сдвинута в сторону более низких величин pO_2 по сравнению с кривой диссоциации оксигемоглобина матери. Эти особенности гемоглобина плода обеспечивают необходимое в условиях внутриутробной жизни снабжение тканей кислородом (Тодоров, 1968; Бисярина, 1973).

Для детей периода новорожденности характерно повышенное содержание гемоглобина. Содержание гемоглобина в крови (по

Сали) детей периода новорожденности колеблется в пределах от 100 до 145 %. Это значит, что в 100 мл крови содержится от 17 до 24,65 г оксигемоглобина (Wintrobe, 1946). Однако начиная с первых суток постнатальной жизни количество гемоглобина постепенно падает. Как первоначальное количество гемоглобина при рождении, так и последующее падение его не зависят от веса ребенка. Наиболее резко индивидуальные колебания выражены в период от момента рождения до 1,5 суток, а также у детей от 5 до 5,5 суток (Никифорова, 1940).

Количество гемоглобина у детей первого года значительно снижается к 5—6-му месяцу жизни (до 85 % по Сали) и остается на низком уровне до конца 1 года (до 80 %) (Тур, 1960). Количество гемоглобина у детей старше одного года с возрастом увеличивается.

Существует некоторое половое различие в уровне гемоглобина в крови. Так, у мальчиков в возрасте от 14 до 20 лет средняя величина содержания гемоглобина в крови при измерении по Сали соответствует 76,5 %, для девочек того же возраста — 72,3 % (Бобров, Бренер, 1929). Для недоношенных детей в первые дни жизни характерно повышенное содержание гемоглобина в крови от 93 до 130 % по Сали. Затем, как и у доношенных детей, уровень его падает, а с возрастом увеличивается. У лиц пожилого и старческого возраста количество гемоглобина несколько снижается, колеблясь в пределах нижней границы нормы, выведенной для зрелого возраста.

Лейкоциты. Количество лейкоцитов у ребенка первых дней жизни больше, чем у взрослых, и в среднем колеблется в пределах 10 000—20 000 в 1 мм^3. Затем число лейкоцитов начинает падать. Иногда наблюдается второй небольшой подъем между 2-м и 9-м днем жизни. Как и для эритроцитов, существуют широкие пределы колебания числа лейкоцитов в первые дни постнатальной жизни—от 4600 до 28 300 (Гундобин, 1892; Rendelstein, 1950). Характерным в картине лейкоцитов у детей этого периода раннего онтогенеза является следующее: 1) нарастание количества лейкоцитов в течение первых часов жизни; в момент рождения количество лейкоцитов составляет 19 600, через 6 ч — 20 000; через 24 ч — 28 000, а через 48 ч — 19 000 мм^3; 2) наивысший подъем кривой числа лейкоцитов — на 2-е сутки; 3) предельное падение кривой — на 5-е сутки. К 7-м суткам число лейкоцитов приближается к верхней границе нормы взрослых (8000—11 000). У детей 10—12 лет число лейкоцитов в периферической крови колеблется в пределах 6080—8000, т.е. соответствует количеству лейкоцитов у взрослых (Маркосян, Алексеева, 1954).

Лейкоцитарная формула крови ребенка в период новорожденности характеризуется: 1) последовательным увеличением числа лимфоцитов от момента рождения к концу периода новорожденности (при этом на 5-е сутки происходит *перекрест кривых паде-*

ния нейтрофилов и подъема лимфоцитов); 2) значительным количеством малосегментированных форм ядер нейтрофилов; 3) большим количеством юных форм, миелоцитов, эритробластов; 4) структурной незрелостью и хрупкостью лейкоцитов. Ядра — рыхлы, некомпактны и окрашиваются светлее при обычной обработке эозин-азуром. Плазма лимфоцитов часто не окрашивается вовсе, а ядро окрашивается в светло-лиловый тон; полностью отсутствуют плазматические клетки.

У детей первого года жизни при довольно широких пределах колебания общего числа лейкоцитов наблюдаются и широкие пределы вариаций процентного содержания отдельных форм.

В грудном возрасте обнаруживаются неравномерность размеров лимфоцитов (малых и средних лимфоцитов примерно одинаковые количества, больших — значительно меньше), умеренный моноцитоз и почти постоянное присутствие в периферической крови плазматических клеток лимфоидного и лимфобластического типа; вместе с тем плазматические клетки миелоидного типа встречаются очень редко. Картина белой крови у детей после первого года жизни характеризуется постепенным уменьшением абсолютного количества лейкоцитов, нарастанием относительного числа нейтрофилов при соответственном уменьшении числа лимфоцитов, некоторым уменьшением количества моноцитов и почти полным исчезновением плазматических клеток. По данным разных авторов, в разные сроки число нейтрофилов начинает превалировать над числом лимфоцитов. По Гундобину (1892), этот феномен (*«второй» перекрест кривых*) происходит на 3-м году жизни, по Карницкому (1901) — на 5-м, а по Туру (1957) — в редких случаях даже на 7-м году. Эти разногласия объясняются возможностью широких индивидуальных колебаний.

У недоношенных детей первого дня жизни количество лейкоцитов колеблется в очень широких пределах — от 3 600 до 36 000 в 1 мм^3. После 50 — 60 лет наблюдается снижение числа лейкоцитов при преобладании нейтрофилов над лимфоцитами (Барченко, Генис, 1960).

Сопоставление возрастных изменений белой крови многих видов высших позвоночных животных позволило установить следующие общие закономерности: 1) как и у человека, у новорожденных животных высокое содержание нейтрофилов (гетерофилов) сменяется быстрым падением в первые недели или месяцы жизни и новым нарастанием их числа в более позднем возрасте; 2) изменение числа лимфоцитов имеет противоположный характер; в связи с этим отношение лимфоциты/нейтрофилы сперва увеличивается, а затем падает с возрастом; 3) в период раннего онтогенеза в лейкоцитарной формуле отмечаются сниженное количество эозинофилов и повышенное число молодых форм нейтрофилов (Никитин, 1947; Нагорный и др., 1963).

Тромбоциты, или кровяные пластинки. У новорожденных и в первые дни жизни количество кровяных пластинок колеблется от 150 до 350 тыс. в 1 мм^3 (Jarcho, 1930; Rosenbloom, 1935; Квезерли-Копадзе и др., 1970) или от 500 000 до 600 000 (Leslie, Sanford, 1936). По другим авторам (Голланд, 1948; Тур, 1960), число тромбоцитов в первые часы жизни равно в среднем 219 000 в 1 мм^3, затем количество их падает до 175 000, а к концу недели снова увеличивается до 200 800 в 1 мм^3. У грудных детей число кровяных пластинок также колеблется в широких пределах: от 115 400 до 424 000 в среднем 230 000—250 000 в 1 мм^3. В то же время число кровяных пластинок для одного и того же ребенка есть величина более или менее постоянная. Пол ребенка и способ вскармливания на числе тромбоцитов не отражается. В дальнейшем с возрастом количество тромбоцитов мало меняется. У детей от 1 года до 16 лет число тромбоцитов в периферической крови колеблется в среднем в пределах от 200—300 до 30 000 в 1 мм^3 при наличии широкого спектра индивидуальных колебаний.

У недоношенных детей число кровяных пластинок в первое полугодие жизни меньше, чем у доношенных, а затем разница исчезает (Хамидуллина, 1951; Голланд, 1953; McElfresh, 1961). По данным тромбоэластографических исследований (McElfresh, 1961), число тромбоцитов у недоношенных детей не снижено, но понижена их функция.

Качественная картина тромбоцитов претерпевает значительные изменения в процессе онтогенеза. Прежде всего с возрастом изменяется спектр форм тромбоцитов. У детей в первые дни жизни круглых тромбоцитов больше, чем в последующие периоды жизни. Средний размер наиболее часто встречающихся тромбоцитов для детей грудного и более старших возрастов равен 2,5—3,5 мкм, при этом чем моложе ребенок, тем больше юных форм в тромбоцитограмме (Пиксанов, 1961). С возрастом число юных кровяных пластинок уменьшается, а число зрелых увеличивается. Даже в период от 12 до 14 лет в тромбоцитограмме насчитывается около 3,6 % юных форм тромбоцитов, между тем как у взрослых аналогичное число не превышает 0,5 % (Ломазова, 1960). Германов и др. (1964) на основании значительного числа исследований установили возрастную картину тромбоцитов у людей в возрасте от 1 до 108 лет.

Наиболее значительное колебание числа тромбоцитов наблюдается у детей первого года жизни. Для этого возраста характерно большое число юных форм, что свидетельствует об усиленном тромбопоэзе. С возрастом интенсивность тромбоцитообразования уменьшается, а в более старших возрастах усиливается процесс инволюции пластинок при сниженном их образовании. <...>

ГЕМАТОЛОГИЧЕСКИЕ ИЗМЕНЕНИЯ В РАЗНЫХ УСЛОВИЯХ ЖИЗНИ И ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ДЕТЕЙ И ПОДРОСТКОВ

Предъявление к организму повышенных требований, как это происходит при той или иной деятельности, вызывает в разные возрастные периоды своеобразные ответные реакции системы крови. Мы рассмотрим здесь несколько таких состояний: учебную и физическую нагрузку, а также гипоксию.

Влияние учебной нагрузки на систему крови

Белая кровь. Под влиянием учебной нагрузки у детей 10—12 лет в большинстве случаев наблюдается увеличение числа лейкоцитов (в среднем на 24 %). При этом обнаруживаются как нейтрофилез, так и лимфоцитоз без изменения характеристики зрелости нейтрофилов. Наблюдаемая реакция, очевидно, связана с перераспределительными механизмами, а не с усиленным гемопоэзом (Маркосян, Алексеева, 1954).

Реакция оседания эритроцитов. У большинства детей первых классов (7—11 лет) тотчас после учебной нагрузки реакция оседания эритроцитов (РОЭ) ускоряется. Ускорение РОЭ наблюдалось по преимуществу у детей, исходные величины РОЭ у которых колебались в пределах нормы (до 12 мм/ч). У детей, РОЭ которых до учебной нагрузки была повышена, к концу учебного дня наблюдается замедление. У части детей (28,2 %) РОЭ не изменялась. Таким образом, влияние учебной нагрузки на РОЭ в значительной степени зависит от исходных величин: высокая РОЭ замедляется, замедленная — ускоряется (Маркосян, 1953).

Вязкость крови. Характер изменения относительной вязкости крови под влиянием учебной нагрузки зависит также от исходных величин. У детей с низкой исходной вязкостью крови к концу учебного дня наблюдается ее увеличение (в среднем 3,7 до уроков, 5,0 после уроков). У тех детей, у которых до занятий вязкость была относительно высокой (в среднем 4,4), после занятий она отчетливо уменьшалась (в среднем 3,4). У 50 % детей из числа обследованных вязкость крови увеличилась при падении числа эритроцитов (Маркосян, Зингер, 1953).

Содержание глюкозы в крови. В течение учебного дня в крови детей 8—11 лет происходит изменение содержания глюкозы. При этом наблюдается определенная зависимость направления сдвига от исходной концентрации. У тех детей, у которых исходное содержание глюкозы в крови составляло 96 мг %, после уроков наблюдалось снижение концентрации (до 79 мг % в среднем). У детей с исходной концентрацией глюкозы в крови в среднем до

81 мг % концентрация ее повышалась до 97 мг % (Маркосян, Алексеева, 1953).

Свертывание крови. Свертывание крови резко ускорялось под влиянием учебной нагрузки у большинства детей 8—11 лет. При этом связи между исходным временем свертывания крови и последующей реакцией не отмечено (Маркосян, Стромская, 1953; Маркосян, Ломазова, 1954; Ломазова, 1955).

Влияние физической нагрузки на систему крови

Белая кровь. В целом реакция белой крови на мышечную работу у подростков и юношей имеет те же закономерности, что и у взрослых. При работе небольшой мощности (игра, бег) у подростков 14—17 лет наблюдается первая, лимфоцитарная, фаза *миогенного лейкоцитоза.* При работе большой мощности (велогонки) — нейтрофильная, или вторая, фаза миогенного лейкоцитоза.

После кратковременной мышечной деятельности (бег, плавание) у юношей и девушек 16—18 лет наблюдается лейкоцитоз за счет увеличения почти всех форменных элементов белой крови. Однако преобладает при этом увеличение процентного и абсолютного содержания лимфоцитов. Какой-либо разницы в реакции крови юношей и девушек на данные нагрузки не установлено.

Степень выраженности миогенного лейкоцитоза зависит от длительности мышечной работы: с увеличением длительности и мощности работы лейкоцитоз усиливается. Увеличение длительности работы приводит к изменению характера наступающего лейкоцитоза: наблюдается его нейтрофильная фаза со сдвигом формулы «влево» (появление юных и палочкоядерных форм лейкоцитов до 0,5—2 %). Относительное количество лейкоцитов при этом снижается, уменьшается число эозинофилов (Горшкова, 1960).

Таким образом, в характере наступающих после мышечной деятельности изменений белой крови каких-либо возрастных отличий не установлено (Афанасьев, Курлов, 1928; Павлова, 1935; Горшкова, 1960). Не установлено существенных различий и при изучении периода восстановления картины белой крови у юных (16—18 лет) и взрослых (23—27 лет) лиц. У тех и других через 1,5 ч после интенсивной работы (50 км велогонки) отмечаются признаки миогенного лейкоцитоза. Нормализация картины крови, т.е. восстановление до исходных величин, происходила через 24 ч после работы. Одновременно с лейкоцитозом отмечается усиленный лейкоцитолиз. Максимальный лизис белых кровяных телец наблюдался через 3 часа после работы. При этом у юношей интенсивность лейкоцитолиза несколько выше, чем у взрослых лиц.

Красная кровь. При кратковременных мышечных напряжениях (бег, плавание) количество гемоглобина у юношей и девушек 16—

18 лет изменяется незначительно. Количество эритроцитов в большинстве случаев немного увеличивается (максимально на 8—13 %).

После интенсивной длительной мышечной деятельности (велогонки на 50 км) количество гемоглобина в большинстве случаев также практически не изменяется. Общее число эритроцитов при этом уменьшается (в пределах от 220 000 до 1 100 000 на 1/мм^3 крови). Через полтора часа после велогонки *процесс эритроцитолиза* усиливается. Через 24 ч количество эритроцитов еще не достигает исходного уровня. Отчетливо выраженный эритроцитолиз в крови юных спортсменов сопровождается увеличением молодых форм эритроцитов — ретикулоцитов. Ретикулоцитоз сохраняется в крови в течение 24 ч после работы.

Очевидно, после кратковременной мышечной работы происходит увеличение числа эритроцитов за счет перераспределения крови, в то время как после длительной и интенсивной работы наблюдается снижение количества эритроцитов и одновременно усиление функции эритропоэтической системы. Об этом свидетельствует четко выраженный ретикулоцитоз.

У взрослых гонщиков (23—27 лет) нагрузка той же мощности вызвала умеренный эритроцитолиз (число эритроцитов снижалось на 220 000—730 000) и умеренный ретикулоцитоз (Горшкова, 1960).

Тромбоциты. Мышечная деятельность вызывает у лиц всех возрастов четко выраженный *тромбоцитоз*, который Маркосяном (1955) был назван *миогенным*. Выявилась отчетливая зависимость миогенного тромбоцитоза от длительности мышечной деятельности, возраста и тренированности работающих. Различают две фазы миогенного тромбоцитоза. Первая, наступающая обычно при кратковременной мышечной деятельности, выражается в увеличении числа кровяных пластинок без сдвига в тромбоцитограмме. Эта фаза, очевидно, связана с перераспределительными механизмами. Вторая, наступающая обычно при интенсивных и длительных мышечных напряжениях, выражается не только в увеличении числа тромбоцитов, но и в сдвиге тромбоцитограммы в сторону юных форм (Ломазова, 1960, Маркосян, 1960). Возрастные различия заключаются в том, что при одной и той же нагрузке (50 км велогонки) у юношей 16—18 лет наблюдается отчетливо выраженная вторая фаза миогенного тромбоцитоза, а у взрослых лиц 23—27 лет — только первая. При этом у 40 % юношей тромбоцитарная картина крови не восстанавливается до исходной спустя 24 ч после работы. У взрослых лиц период восстановления не превышает 24 ч.

Реакция оседания эритроцитов. У юношей и девушек после кратковременной мышечной деятельности РОЭ как увеличивается, так и уменьшается. При длительных и интенсивных мышечных напряжениях РОЭ отчетливо ускоряется (от 3 до 23 мм). В период реституции величина РОЭ изменяется волнообразно, в ряде случаев не

восстанавливаясь даже через 24 ч. У лиц с высокой исходной РОЭ после работы наблюдается отчетливое ее замедление. Такая же зависимость от исходных величин РОЭ наблюдается и у взрослых лиц после выполнения интенсивной и длительной работы (велогонки). Возрастные различия выражаются в более длительном периоде восстановления РОЭ до исходного уровня у юношей по сравнению со взрослыми (Метальникова, 1960).

Вязкость крови. Относительная вязкость крови у юношей и девушек 16—17 лет существенно не меняется после кратковременной работы (Чиркин, 1928, Бишипкевич, 1960). После длительных и интенсивных мышечных напряжений (велогонок) вязкость крови отчетливо увеличивается. Степень изменения вязкости крови зависит от длительности мышечной работы. При работе большой мощности и длительности (велогонки на 50 км) изменения вязкости крови имеют затяжной характер; восстановление до исходной величины не всегда наступает даже через 24—40 ч после работы. У взрослых лиц при той же мышечной нагрузке вязкость крови существенно не изменяется.

Свертывание крови. Мышечная деятельность сопровождается изменением всех вегетативных функций организма. Наряду с этим происходит мобилизация его защитных средств. Таким защитным компонентом мышечной деятельности является свертывание крови. Биологический смысл мобилизации этого защитного компонента, по-видимому, заключается как в ограждении организма от кровопотери в случае травмы, так и в сохранении гомеостазиса.

Изучение системы свертывания крови после различного вида мышечной деятельности показало, что любая физическая работа приводит к усилению коагуляционных свойств крови, тромбоцитозу, лейкоцитозу, а также увеличению лизиса эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов, что сопровождается поступлением в кровь тромбопластических и антигепариновых субстанций. Таким образом, изменения гемокоагуляции под влиянием мышечной работы являются результатом, с одной стороны, лизиса форменных элементов крови и поступления факторов, обладающих тромбопластической активностью, а с другой стороны, изменений в соотношении прокоагулянтов и антикоагулянтов, происходящих в связи либо с изменением биосинтетической активности паренхимы печени и ретикуло-эндотелия, либо с ослаблением процессов утилизации.

Проявление защитного усиления свертывания крови при мышечной деятельности имеет свое возрастное своеобразие. Так, после одной и той же работы (велогонка на 50 км или дозированная работа на велоэргометре) у юношей наблюдается более выраженный тромбоцитоз, чем у взрослых. Время свертывания крови укорачивается в равной степени и у подростков 12—14 лет, и у юношей 16—18 лет, и у взрослых лиц 23—27 лет. Однако период вос-

становления скорости свертывания до исходной более длителен у подростков и юношей.

Данные об изменении уровня протромбина в крови после физических напряжений противоречивы; некоторые авторы наблюдали повышение его содержания (Schneider, Zangari, 1951; Тихачек, 1957), другие не обнаружили каких-либо сдвигов (Egeberg, 1963; Jatridis, Ferguson, 1963, и др.). После 20 мин работы на велоэргометре (мощность работы составляла 60 % от максимальной) концентрация протромбина у подростков изменяется незакономерно, у юношей снижается, а у взрослых лиц не изменяется (Горшкова и др., 1967). Уровень фактора V тотчас после работы увеличивается у подростков на 22 ± 4,4 %, у юношей на 15,8 ± 1,6 %, а у взрослых только на 11,8 ± 1,4 %. Через 1,5 ч концентрация его отчетливо снижается в среднем на 11,0 — 9,0 %. У взрослых лиц восстановление исходного уровня этого фактора наблюдается уже через 1,5 ч после работы, у подростков и юношей нормализация не наступает даже через 3 ч. Содержание фактора VII после этой же физической нагрузки изменялось незначительно (Горшкова и др., 1967). Активность фактора VIII после мышечных напряжений значительно увеличивается (Rizza, 1961; Egeberg, 1961; Jatridis, Ferguson, 1963) у лиц разного возраста. После дозированной работы на велоэргометре активность фактора VIII увеличивается на 20 — 50 % (Горшкова и др., 1967).

Содержание фибриногена в крови после работы у подростков и юношей изменяется. В 50 % случаев обнаруживают увеличение, в 50 % случаев — уменьшение (Горшкова и др., 1967). Изменения эти сохраняются в крови и через 1,5 ч после работы. У взрослых лиц реакция на нагрузку однотипна и выражается в увеличении уровня фибриногена в среднем на 60 %. Через 1,5 ч уровень его в крови восстанавливался до исходного.

Содержание гепарина у юношей и подростков тотчас после работы резко уменьшается на 35 — 46 %, у взрослых не изменяется. Через 1,5 ч у подростков и юношей уровень гепарина повышен на 39 — 40 % по сравнению с исходным и не восстанавливается до исходных величин через 3 ч после нагрузки. У подростков и юношей антитромбиновая активность крови тотчас после мышечной работы падает и резко возрастает (на 100 — 200 %) через 1,5 ч. Спустя 24 ч после работы антитромбиновая активность крови еще не нормализуется. Фибринолитическая активность крови повышается у лиц всех возрастов: у подростков на 15 %, у юношей — на 28 % и у взрослых — на 48 %. Однако у взрослых лиц период нормализации фибринолитической крови значительно короче, чем у подростков и юношей (Жуковская, 1965).

Таким образом, для подростков и юношей характерны более значительные сдвиги по ряду показателей и более длительный период восстановления. Кроме того, отмечена следующая осо-

бенность в реакции системы крови на мышечную деятельность у подростков 12—14 лет: разнонаправленность сдвигов в содержании ряда факторов, а именно компонентов протромбинового комплекса, фибриногена, антитромбинов, факторов фибринолитической активности. Это явление, вероятно, можно объяснить физиологическими особенностями препубертатного и пубертатного периодов развития организма, когда в организме происходит усиленный рост массы тела, внутренних органов и развитие нервно-эндокринной системы. Неустойчивый эндокринный фон, очевидно, и определяет разнонаправленность реакций в ответ на предъявляемый раздражитель — мышечную деятельность. Это подтверждается тем, что у детей 8—10 лет, не достигших препубертатного и пубертатного периодов, дозированная мышечная работа вызывает однонаправленные сдвиги, сходные с теми, которые характерны для взрослых лиц.

В настоящее время рядом исследований показано, что в регуляции деятельности системы крови при физической нагрузке существенное значение имеют сопровождающие мышечную деятельность *явления гипоксемии* (Горшкова, 1961; Горшкова и др., 1964, 1967). При выполнении дозированной, одинаковой по мощности работы (на велоэргометре) у лиц разного возраста наблюдалось падение оксигенации крови, регистрируемое оксигемографом у 12—14-летних в среднем на 11 ± 0,8 %, у 16—17-летних — на 11,8 ± 1,2 % и у 22—27-летних — на 12,5 ± 1,6 %. При выполнении 20-минутной работы (60 % от максимальной мощности) оксигенация крови у юношей падала на 7—9 %. В тех случаях, когда вдыхание чистого кислорода во время работы снимало явления гипоксемии и падение оксигенации крови не превышало 2 %, не изменялась концентрация прокоагулянтов и антикоагулянтов (за исключением фактора VIII), не изменялась морфологическая картина крови. Эти данные свидетельствуют о том, что одним из факторов, обусловливающих изменения в системе крови при мышечной деятельности, является сопровождающая ее гипоксия. Заметную роль при этом могут играть также сдвиги pH в кислую сторону (в среднем на 0,4—0,06 ед.) и увеличение pCO_3 (на 6—8 %) (Ломазова и др., 1969). Таким образом, становится очевидным, что сдвиг pH, изменение парциального давления CO_2 и снижение оксигенации крови выступают при мышечных напряжениях как комплекс факторов, вызывающих гиперкоагуляцию.

Влияние гипоксии на систему гемокоагуляции

В ответ на гипоксию в организме человека и животных развивается комплекс сложных адаптационных процессов, среди которых определенную роль играют приспособительные и защитные изменения со стороны системы крови, и в частности системы

свертывания крови. Характер и степень выраженности изменений зависят от длительности и степени гипоксии. Кроме того, ответная реакция на гипоксию имеет возрастные особенности.

У детей, рожденных в асфиксии, свертывание крови ускорено (54 с — начало свертывания, 166 с — конец) по сравнению с нормально рожденными (134 с — начало, 203 с — конец) и показателями, установленными для взрослых (90 с — начало, 120 с — конец). К 7-му дню постнатальной жизни скорость свертывания крови у детей, нормально рожденных и рожденных в асфиксии, становится равной норме взрослых (Куликова, 1962).

При пребывании в течение 1,5 ч в барокамере на высоте 4000 м у детей 10 лет, юношей 16 лет и взрослых 22—27 лет наблюдается укорочение времени рекальцификации, более выраженное у 10- и 16-летних лиц (на 20—23 с) по сравнению со взрослыми (на 12—14 с). Протромбиновый индекс и концентрация фактора VII понижались у детей и юношей (на 10—11 %), а содержание фибриногена падало у всех исследуемых (Заикина, 1965).

Пребывание 5-, 9-, 20-дневных и взрослых кроликов в течение 1,5 ч в среде с пониженным содержанием кислорода (7%) приводило к отчетливому повышению коагуляционных свойств крови. При этом было установлено, что гиперкоагуляцию вызывает гипоксия любой продолжительности (от 3 до 24 ч). Гиперкоагуляция сопровождается сдвигами активной реакции крови в сторону ацидоза, увеличением уровня прокоагулянтов (факторов VII, VIII, фибриногена) и фибринолитической активности крови. Что же касается гепарина, то в отличие от взрослых кроликов, у которых содержание его отчетливо падало (на 26,6 %), у крольчат 5—9-дневного возраста уровень его увеличивается (на 19—27 %) (Зеленчук, 1965; Ломазова и др., 1971). Кроме того, период восстановления показателей гемокоагуляции до исходного уровня у крольчат был значительно длительнее, чем у взрослых кроликов.

Различия в воздействии гипоксии разной продолжительности на систему свертывания крови затрагивают степень сдвигов и длительность периода восстановления. Трехчасовая экспозиция приводит к наибольшим сдвигам в показателях гемокоагуляции и наиболее короткому периоду реституции по сравнению с 6-, 12- и 24-часовой экспозицией. Очевидно, в период более длительного, чем 3 ч, пребывания животных в среде с пониженным содержанием кислорода во вдыхаемом воздухе происходит некоторая адаптация организма к гипоксии (Зеленчук, 1965).

В постгипоксический период у крольчат и взрослых кроликов количество тромбоцитов увеличивается. При этом укорачивается время (Т) агрегации тромбоцитов и снижается степень их агрегации (Н), определяемые по изменению оптической плотности взвеси агрегирующих тромбоцитов (Вочл, 1962). За величину Н принимают амплитуду (мм) отклонения кривой при графической ре-

гистрации, отражающей снижение оптической плотности взвеси тромбоцитов в процессе агрегации. Величина Т — время максимального отклонения кривой (с).

Активность фибринстабилизирующего фактора (фактор XIII) после гипоксии снижается у животных всех возрастов.

Выявленные возрастные особенности в реакции системы гемокоагуляции на гипоксию позволяют в какой-то мере понять более высокую устойчивость крольчат к гипоксемии по сравнению со взрослыми животными. Устойчивости способствуют следующие причины: 1) высокий исходный и повышающийся после гипоксии уровень содержания гепарина; 2) низкая, снижающаяся после гипоксии активность фибринстабилизирующего фактора; 3) снижение степени агрегации тромбоцитов, что при усиливающемся фибринолизе предотвращает тромбообразование (Ломазова и др., 1971).

Снижение устойчивости к гипоксии с возрастом было обнаружено и в тех случаях, когда до помещения в камеру, где содержание кислорода составляло 7 %, животным вводили адреналин (0,1 мг на 1 кг веса). В этих опытах 10-дневные крольчата выживали в 100 % случаев, 25-дневные — в 90, 30-дневные — 48, 40-дневные — 36, 2-месячные — 30, 3-месячные — в 8 % случаев, а взрослые всегда погибали (Головастова, 1967).

ОБЩИЙ ХОД ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ В СИСТЕМЕ КРОВИ

В течение всего периода онтогенеза система крови претерпевает определенные изменения. В период эмбриогенеза происходит формирование органов системы крови и постепенное становление их функций. При этом наблюдается гетерохронность созревания различных морфологических и ферментативных структур органов, а также нейрогормональных механизмов их регуляции.

Рассмотрение становления системы крови от эмбрионального периода до старости позволяет выделить несколько узловых моментов в ее развитии. Существенно от других периодов онтогенеза отличается эмбриональный. В этот период более высокое сродство гемоглобина к кислороду и бо́льшая степень диссоциации оксигемоглобина, а также значительное количество эритроцитов обеспечивает плоду достаточное снабжение тканей кислородом в условиях относительной гипоксии. Несмотря на сниженный в это время уровень биосинтеза и продукции прокоагулянтов (фибриногена, протромбина, факторов V и VII) и высокое содержание гепарина, время свертывания крови плодов не отличается от величин, характерных для взрослых. Высокий уровень гепарина, обладающего антигипоксическим действием, является, по-видимому, одной из защитных реакций на гипоксию.

Переход к внеутробному существованию, приспособление к новым условиям жизни отражаются на системе крови. У новорожденных наблюдаются повышенное по сравнению с детьми более старшего возраста количество гемоглобина и высокая степень диссоциации оксигемоглобина, большое число эритроцитов и лейкоцитов, анизоцитоз и полихромазия. Значительное количество молодых форм эритроцитов, лейкоцитов и тромбоцитов свидетельствует об оживленно текущем гемопоэзе и поступлении в кровь наряду со зрелыми молодых клеток крови. Для системы гемокоагуляции новорожденных характерны относительная тромбоцитопения, гипопротромбинемия, гипофибриногенемия и гипергепаринемия.

Постепенно с возрастом (после 16—17 до 50—60 лет) устанавливаются стабильные величины для всех параметров системы крови. Однако следует отметить, что в препубертатный и пубертатный период (12—15 лет) отмечены значительные индивидуальные вариации всех параметров системы крови.

После 50—60 лет вновь происходит отчетливое изменение всех параметров: снижается или увеличивается число эритроцитов, лейкоцитов, уровень гемоглобина; наступает диспротеинемия. Возникающая гиперфибриногенемия, нарастание активности факторов VIII и XIII, нарушение фибринолитической активности крови способствуют увеличению тромбогенного потенциала крови лиц пожилого и старческого возраста, а высокий уровень гепарина при низком содержании его кофактора — антитромбина II, по-видимому, является реакцией не только на увеличивающуюся потенциальную возможность тромбообразования, но и на возникающую старческую гипоксемию.

Возрастные особенности нейрогормональной регуляции системы крови проявляются особенно четко при предъявлении организму чрезвычайных требований, в частности при выполнении мышечной работы либо при пребывании в условиях гипоксии. У подростков и юношей по сравнению со взрослыми лицами после физических напряжений наблюдаются более существенные сдвиги всех параметров, характеризующих морфологическую картину и физико-химические свойства крови и более длительный период восстановления до исходных величин. Особенно широкий размах изменений характерен для препубертатного и пубертатного периодов, когда происходит бурное развитие эндокринной системы.

В условиях недостатка кислорода во вдыхаемом воздухе приспособительные реакции, предотвращающие возможность тромбообразования в связи с возрастающей коагуляционной способностью крови, проявляются своеобразно в разные возрастные периоды. У взрослых кроликов под влиянием гипоксии падают агрегационная способность тромбоцитов, активность фибринстабилизирующего фактора (фактора XIII) и уровень гепарина в крови.

В отличие от них у крольчат наряду с падением активности фактора XIII и агрегационной способности тромбоцитов повышается уровень гепарина в крови. Вероятно, это способствует большей устойчивости крольчат к гипоксии.

Маркосян А.А., Ломазова Х.Д. Возрастные особенности системы крови // Руководство по физиологии. Возрастная физиология / Под ред. А.А. Маркосяна. — Л.: Наука, 1957. — С. 68—108.

Н.А.БЕРНШТЕЙН

НОВЫЕ ЛИНИИ РАЗВИТИЯ В ФИЗИОЛОГИИ И БИОЛОГИИ АКТИВНОСТИ

Начиная примерно со второй четверти нашего века физиология вступила в новую фазу или новый период своего развития, пришедший на смену «классическому» периоду. Весь путь, пройденный физиологией за предшествующее столетие и достойный названия «классического», совершался под знаком стихийного материализма. Это мировоззрение руководило и прославившими свое время исследователями и популяризаторами, на книгах которых воспитывались младшие поколения. <...>

Главным знаменем и ведущим принципом классического периода являлась *рефлекторная дуга.* В полной мере были оценены положительные методологические черты этого принципа: возможность исчерпывающего материалистического детерминизма и ясность постановки основной задачи — нахождения закономерных входно-выходных взаимоотношений организма с окружением, формулирования передаточных функций, наконец, четкой трактовки организма как высокоорганизованной реактивной машины. <...>

Установленный к нашему времени всеобщий факт регуляции и контроля всех отправлений организма по принципу обратной связи заставляет признать необходимость замены понятия рефлекторной дуги, не замкнутой на периферии, понятием рефлекторного кольца[1] с непрерывным соучаствующим потоком афферентной сигнализации контрольного или коррекционного значения. Судя по всему, даже в самых элементарных видах рефлекторных реакций организма имеет место кольцевое замыкание указанного типа, лишь ускользавшее от внимания вследствие краткости и элемен-

---

[1] Термин «рефлекторное кольцо» предложен, по-видимому, впервые автором (см.: Основы физиологии труда. — М.: Биомедгиз, 1934. — С. 447 и др.).

тарности этих реакций. Таким образом, приходится рассматривать рефлекторную дугу как первое приближение к фактической картине основного типа нервного процесса, приближение, прогрессивная роль которого (в свое время очень значительная) к настоящему времени уже сыграна... На месте атомизированной цепочки элементарных рефлексов... современное физиологическое воззрение ставит *непрерывный циклический процесс* взаимодействия с переменчивыми условиями внешней или внутренней среды, развертывающейся и продолжающейся как целостный акт вплоть до его завершения по существу. <...>

В области теоретической физиологии сейчас могут быть названы и заслуживают рассмотрения две возникшие в самое последнее время ветви. Одна из них — физиология регуляций — была ровесницей и в известной мере родоначальницей кибернетики; вторая — физиология активности — возникает и оформляется на наших глазах. Обзор этих ветвей целесообразно начать с проблематики активности.

Чем более уяснялся принцип кольцевой регуляции жизненных процессов, тем в большей мере обнаруживалась и неотрывно связанная с ним активность. Не говоря уже о проявлениях и формах активности в самом прямом смысле — о двигательных функциях, активная форма и структура всех без изъятия процессов рецепции и центральной переработки информации находится сейчас вне сомнений. <...>

Может быть, наиболее ярко выявилось глубокое значение активных форм функционирования в области центральных мозговых процессов, связанных с построением в мозгу упорядоченной и динамичной модели внешнего мира. В то время как воззрения клеточного центризма были неотделимы от представления о пассивном характере приема и запечатления поступающей в мозг сенсорной информации предназначенными для этого изначально порожними клетками, современная психофизиологическая мысль склоняется к пониманию познавательного процесса как активного моделирования, принципиально отличного от механистического соотнесения «элемент к элементу». <...>

Но корни принципа активности живых организмов уходят гораздо глубже, придавая ему черты важнейшего общебиологического фактора. Уместно будет начать с двигательных функций.

Двигательные отправления — это основная группа процессов, где организм не только и не просто взаимодействует с окружающим миром, но и *активно воздействует* на него, изменяя его в нужном ему отношении. Из этого положения вытекает следующее.

Если проанализировать, на чем базируется формирование двигательных действий, то окажется, что каждый значимый акт представляет собой решение (или попытку решения) определенной

задачи действия. Но задача действия, иными словами, результат, которого организм стремится достигнуть, есть нечто такое, что должно стать, но чего еще нет. Таким образом, задача действия есть закодированные так или иначе в мозгу отображение или модель потребного будущего. Очевидно, жизненно полезное или значимое действие не может быть ни запрограммировано, ни осуществлено, если мозг не создал для этого направляющей предпосылки в виде названной сейчас *модели потребного будущего.*

Судя по всему, мы имеем перед собой два связанных процесса. Один из них есть *вероятностное прогнозирование* по воспринимаемой текущей ситуации, своего рода *экстраполяции* на некоторый отрезок времени вперед. Фактические материалы и наблюдения, указывающие на такие процессы, уже накапливаются нейрофизиологами и клиницистами[1].

Наряду же с этой вероятностной экстраполяцией хода окружающих событий (каким он был бы при условии «невмешательства») совершается процесс *программирования* действия, долженствующего привести к реализации потребного будущего, о модели которого было сказано выше. Такое программирование простого или цепного действия выглядит уже как своего рода *интерполяция* между наличной ситуацией и тем, какой она должна стать в интересах данного индивида. <...>

В этой связи заслуживает внимания то, что призвание реальности кодированной в мозгу модели или экстраполята вероятного будущего и отображений в мозгу задач действия как формул потребного будущего создает возможность строго материалистической трактовки таких понятий, как целенаправленность, целесообразность и т. п. <...>

Стоя на позициях монополии рефлекторной дуги и ограничивая круг своего внимания строго реактивными процессами, физиология классического периода могла путем очень небольшой схематизации рассматривать эффекторные процессы организма как строго (и в большинстве случаев однозначно) детерминированные сигналами, прибывающими по афферентной полудуге. Сейчас, когда факты вынуждают нас рассматривать все проявления взаимодействия организма с миром, а тем более активного воздействия на него как циклические процессы, организованные по принципу рефлекторного кольца, оценка имеющихся здесь соотношений меняется по самому существу. В отличие от разомкнутой дуги кольцевой процесс одинаково легко может быть начат с любого пункта кольца. Это объединя-

---

[1] Группа так называемых ориентировочных реакций (конечно, не рефлексов!) представляет класс реакций на расхождение фактической рецепции с текущим вероятностным прогнозом и активной оценки значимости неожидавшегося сигнала.

ет в один общий класс реактивные в старом смысле (т.е. начинающиеся с афферентного полукольца) и так называемые спонтанные (т.е. начинающиеся с эффекторного полукольца) процессы взаимодействия.

Как уже упомянуто, в ряде отношений именно последний подкласс включает в себя наиболее жизненно важные проявления активности. Существенно то, что во всех подобных случаях организм не просто реагирует на ситуацию или сигнально значимый элемент, а *сталкивается с ситуацией*, динамически переменчивой, поэтому ставящей его перед необходимостью вероятностного прогноза, а затем выбора.

Еще точнее будет сказать, что реакцией организма и его верховных управляющих систем на ситуацию является не действие, а *принятие решения* о действии. Глубокая разница между тем и другим все яснее вырисовывается в современной физиологии активности.

Позволяя себе метафору, можно сказать, что организм все время ведет игру с окружающей его природой — игру, правила которой не определены, а ходы, «задуманные» противником, не известны. Эта особенность реально имеющихся отношений существенно отличает живой организм от реактивной машины любой степени точности и сложности. <...>

Наука нашего времени накопила более чем достаточно фактов и знаний, чтобы безбоязненно приступить к созданию нового, углубленного представления вместо того первого приближения, которое оставили нам в наследство корифеи науки классического периода. Теперь необходимо, твердо и неукоснительно придерживаясь принципа единства мира и его законов, указать и изучить тот водораздел, который пока совершенно не переходим для технической или моделирующей мысли, но который в то же время совершенно четко отражает собой то, в чем заключается разница между живыми и искусственными системами. Можно предполагать, что обсуждаемые здесь черты и свойства физиологии активности смогут вылиться в дальнейшем в какую-то существенную сторону или часть искомой характеристики. Это во всяком случае облегчит путь технических изобретательских изысканий того, как приблизиться к преодолению водораздела между биологическими и техническими науками.

Берштейн Н.А. Физиология движений и активность / Под ред. О.Г.Газенко. — М.: Наука, 1990. — С. 431—449.

Раздел 3. ОРГАНИЗМ КАК ЦЕЛОЕ

А. А. УХТОМСКИЙ

ДОМИНАНТА КАК РАБОЧИЙ ПРИНЦИП НЕРВНЫХ ЦЕНТРОВ

I

В идейном и фактическом наследстве, оставленном Н. Е. Введенским, есть вывод, который следует из совокупности работ покойного над возбудимыми элементами, но который он сам почему-то не пожелал сделать, а именно, что нормальное отправление органа (например, нервного центра) в организме есть не предопределенное, раз навсегда неизменное качество данного органа, но функция общего состояния. Было большим освобождением для мысли, когда блеснула догадка, что металлы и металлоиды не являются раз навсегда качественно раздельными вещами, но вещество может проходить металлическое и металлоидное состояние в зависимости от величины атомных весов. Точно так же великим освобождением и вместе расширением задач для мысли было понимание, что газообразные, жидкие и твердые свойства являются непостоянными качествами вещей, но переходными состояниями в зависимости от температуры. Физиологическая мысль чрезвычайно обогащается перспективами и проблемами с того момента, когда открывается, что роль нервного центра, с которой он вступает в общую работу его соседей, может существенно изменяться, из возбуждающей может становиться тормозящей для одних и тех же приборов в зависимости от состояния, переживаемого центром в данный момент. Возбуждение и торможение — это лишь переменные, состояния центров в зависимости от условий раздражения, от частоты и силы приходящих к нему импульсов. Но различными степенями возбуждающих и тормозящих влияний центра на органы определяется его роль в организме. Отсюда прямой вывод, что нормальная роль центра в организме есть не неизменное, статически постоянное и единственное его качество, но одно из возможных для него состояний. В других состояниях тот же центр может приобрести существенно другое значение в об-

щей экономии организма. В свое время я сделал этот вывод в книге «О зависимости кортикальных двигательных аффектов от побочных центральных влияний». «Кортикальный центр является носителем известной индивидуализированной функции лишь настолько, насколько соответствующий, иннервируемый им, сегментальный механизм действует индивидуально; и он будет носителем других функций, когда иннервируемый им сегментальный механизм будет действовать как часть более обширного центрального механизма»... «Нормальная кортикальная деятельность происходит не так, будто она опирается на раз навсегда определенную и постоянную функциональную статику различных фокусов как носителей отдельных функций; она опирается на непрестанную межцентральную динамику возбуждений в... центрах, определяемую изменчивыми функциональными состояниями всех этих аппаратов». Фактическим подтверждением служила описанная тогда картина, что в моменты повышенного возбуждения в центральном приборе глотания или дефекации на теплокровном раздражение «психомоторной зоны» коры дает необычные реакции в мускулатуре конечностей, но усиление действующего в данный момент глотания или дефекации. Главенствующее возбуждение организма в данный момент существенно изменяло роль некоторых центров и исходящих из них импульсов для данного момента.

Что приписывание топографически определенному нервному центру всегда одной и той же неизменной функции есть лишь допущение, делаемое ради простоты рассуждения, на это указывал уже W. H. Winch.

II

С 1911 г. я держусь той мысли, что описанная переменная роль центров в организме представляет из себя не исключительное явление, а постоянное правило. Теоретически вероятно лишь, что есть центры с большим и с меньшим многообразием функций. Так, филогенетически более древние спинномозговые и сегментальные центры, вероятно, более однообразны и более устойчивы в своих местных отправлениях, а центры высших этажей центральной нервной системы допускают большее разнообразие и меньшую устойчивость отправлений. Впоследствии Н. Е. Введенский пытался вызвать в центральной нервной системе лягушки нечто аналогичное тому, что было мной описано для теплокровного. В то время как я вызывал главенствующее возбуждение организма адекватными стимулами глотания и дефекации, Н. Е. задумал вызвать его очень длительным и вместе очень слабым электрическим раздражением какого-нибудь чувствующего нерва на спинальной лягушке. Оказалось, что получается нечто аналогичное тому, что наблюда-

ется на теплокровном. В организме устанавливается местный фокус повышенной возбудимости, чрезвычайно понижаются местные рефлекторные пороги, зато развивается торможение рефлексов в других местах организма. Но Н. Е. все-таки не пожелал дать описанному явлению того общего и принципиального значения, которое мне казалось естественным, — он хотел видеть в описанных межцентральных отношениях скорее нечто исключительное, почти патологическое, и в связи с этим дал явлению характерное название «истериозис». Со своей стороны, я продолжал видеть в описанных отношениях важный факт нормальной центральной деятельности и представлял себе, что в нормальной деятельности центральной нервной системы текущие переменные задачи ее в непрестанно меняющейся среде вызывают в ней переменные «главенствующие очаги возбуждения», а эти очаги возбуждения, отвлекая на себя вновь возникающие волны возбуждения и тормозя другие центральные приборы, могут существенно разнообразить работу центров. Это представление ставит новые задачи для исследования, и его можно принять, по меньшей мере, как рабочую гипотезу. Господствующий очаг возбуждения, предопределяющий в значительной степени характер текущих реакций центров в данный момент, я стал обозначать термином «доминанта». При этом я исходил из убеждения, что способность формировать доминанту является не исключительным достоянием коры головного мозга, но общим свойством центров; так что можно говорить о принципе доминанты как общем modus operandi центральной нервной системы. Истериозис Введенского есть, по-моему, частный случай спинномозговой доминанты.

III

Под именем «доминанты» у моих сотрудников понимается более или менее устойчивый очаг повышенной возбудимости центров, чем бы он ни был вызван, причем вновь приходящие в центры возбуждения служат усилению (подтверждению) возбуждения в очаге, тогда как в прочей центральной нервной системе широко разлиты явления торможения.

Внешним выражением доминанты является стационарно поддерживаемая работа или рабочая поза организма.

В высшей степени выразительную и устойчивую картину представляет доминанта полового возбуждения у кошки, изолированной от самцов в период течки. Самые разнообразные раздражения, вроде стука тарелок накрываемого стола, призыва к чашке с пищей и т. п., вызывают теперь не обычное мяуканье и оживленное выпрашивание пищи, а лишь усиление симптомокомплекса течки. Введение больших доз бромистых препаратов, вплоть до

доз, вызывающих явление бромизма, не способно стереть эту половую доминанту в центрах. Когда животное лежит уже в полном расслаблении на боку, разнообразные раздражения по-прежнему вызывают все тот же симптомокомплекс течки. Установившаяся доминанта, очевидно, очень инертна и прочна в центрах. Состояние сильного утомления также не уничтожает ее. Получается впечатление, что в замирающей деятельности центральной нервной системы под влиянием утомления или броматов доминанта может становиться еще выпуклее, чем в норме; и она гаснет последней.

Нет никакой необходимости думать, что принцип доминанты приурочен исключительно к высшим уровням головного мозга и коры. Когда в моем примере глотание и дефекация в состоянии устойчивого возбуждения отвлекали на себя волны возбуждения из коры, сама доминанта слагалась, вероятно, еще в продолговатом и спинном мозге. Предстояло исследовать условия образования и роль различных доминант собственно в спинном мозге. М. И. Виноградов взял на себя труд систематически исследовать местное стрихнинное отравление спинного мозга лягушки в качестве средства образования доминанты для спинномозговых рефлексов. Уже прежние данные из литературы позволяли думать, что этим способом можно будет получать достаточно выразительные картины доминант, что и подтвердилось в работе М. И-ча.

Спрашивается, может ли доминанта иметь определенный функциональный смысл в пределах спинномозговой иннервации?

И. И. Каплан сделала попытку вызвать на спинальной лягушке специально сенсорную и специально моторную доминанты, наблюдая своеобразное влияние той и другой на определенный спинномозговой рефлекс, именно на обтирательный рефлекс задней лапки (Abwischreflex). Спинной мозг подвергался местному отравлению в поясничных уровнях, то сзади — стрихнином, то спереди — фенолом, в том предположении, что при этом будет создаваться устойчивый очаг повышенной возбудимости соответственно то в сенсорных, то в моторных клетках спинного мозга. Если бы в самом деле удалось вызвать в отдельности функционально различные доминанты в одном и том же сегменте спинного мозга, это повлекло бы существенно различные изменения в одном и том же Abwischreflex'е, принятом за индикатор. Оказалось в действительности, что при стрихнинной (сенсорной) доминанте спинномозговых уровней, иннервирующих правую заднюю лапку, обтирательный рефлекс этой последней координирован так, как будто раздражение приложено к брюшку, к бедру и к самой реагирующей лапке, хотя в действительности раздражение прилагалось к передней конечности, к голове, к противоположной стороне и т. п. Здесь доминанта сказывалась не только в понижении порогов возбудимости в отравленных центрах, но и в харак-

терном изменении направления, в котором координируется рефлекс. При моторной (фенольной) доминанте наблюдается существенно другая картина: повышение местной возбудимости сказывается в том, что при раздражении самых различных мест инициатива возбуждения принадлежит мышцам отравленной лапки, но обтирательный рефлекс, если ему не помешают характерные для фенола клонические судороги, направлен на место фактического раздражения.

Сенсорная спинномозговая доминанта, очевидно, сближается по функциональному смыслу с явлениями отраженных болей в том истолковании, которое дал им Head: если из двух чувствующих путей, центрально связанных между собой, один более возбудим, чем другой, то при раздражении менее возбудимого рецепция проецируется все-таки в сторону более возбудимого.

Любопытно отметить, что Р.С. Кацнельсон и Н.Д. Владимирский успешно вызывали доминанту на ганглиях брюхоногого моллюска Limnaea stagnalis. Когда незадолго перед наблюдением один из ганглиев брюшной цепочки моллюска подвергался повторному механическому раздражению или изолированному стрихнинному отравлению, раздражения других ганглиев цепочки действовали теперь так, как будто «раздражался все тот же первый, перераздраженный или отравленный ганглий».

Особый интерес представляют все-таки доминанты, вызванные нормальными (адекватными) раздражителями. Нет нужды думать, что они могут возникать исключительно нервно-рефлекторным путем. Местные очаги возбуждения могут подготовляться также внутренно-секреторной деятельностью, химическими влияниями. Однажды спущенный поток нервного и внутренно-секреторного возбуждения движется далее с громадной инерцией, и тогда вновь приходящие раздражения лишь поднимают сумму возбуждения в этом потоке, ускоряют его. В то же время прочая центральная деятельность оказывается угнетенной. Так, условные рефлексы во время течки тормозятся.

IV

Доминанта есть очаг возбуждения, привлекающий к себе волны возбуждения из самых различных источников. Как представлять себе это привлечение возбуждающих влияний со стороны местного очага?

В 1886 г. Н.Е. Введенский описал замечательное явление «тетанизированного одиночного сокращения». В 1888 г. вторично исследовали его под руководством Введенского Ф.Е. Тур и Л.И. Карганов. Одиночные волны токов действия, бегущие вдоль по двигательному нерву из его центрального участка (где нерв раздражается одиночными индукционными ударами), попадая в сферу очень слабой тетанизации в

периферическом участке того же нерва, производят здесь как бы оплодотворение тетанических импульсов, повышенную восприимчивость к тетанизации; так что вслед за каждой такой волной, пробегающей через место слабой тетанизации, в этом последнем начинают возникать усиленные тетанические импульсы с очень увеличенной амплитудой. Слабое, но устойчивое возбуждение в месте длительной слабой тетанизации нерва начинает рождать неожиданно усиленные тетанические эффекты под влиянием добавочных одиночных волн, приходящих из другого источника.

Подобные подкрепления возбуждений в местном очаге волнами, иррадиирующими по нервной системе, должны быть весьма типическими явлениями в центрах — приборах значительной инертности. Н. Е. Введенский дал им имя «корроборации». Надо думать, что к ним сводятся явления в центрах, отмеченные прежней литературой под именами «Bahnung», «Summation», «Reflexförderung» и др.

Принципиально нетрудно понять отсюда, что волны возбуждения, возникающие где-нибудь в дали от поясничного центра дефекации (например, в нервах руки), могут дать решающий стимул к дефекации, когда центральный аппарат последней находится в предварительном возбуждении. Таким-то образом вновь приходящие волны возбуждения в центрах будут идти по направлению главенствующего сейчас очага возбуждения.

Труднее понять возникновение разлитых торможений в центрах при появлении местного фокуса возбуждения. По внешности получается впечатление, что в связи с формированием доминанты к ней как бы утекает вся энергия возбуждения из прочих центров, и тогда эти последние оказываются заторможенными вследствие бессилия реагировать. Можно было бы привести соображения в пользу такого представления, начало которого можно возвести к Декарту. Но удовлетвориться им мы пока не можем, так как остается вполне проблематической природа торможения во время этих утеканий возбуждения к очагу возбуждения. В тот час, когда раскроется подлинная природа координирующих торможений в центральной нервной системе, частным случаем которых является реципрокное торможение антагонистов, приблизимся мы к пониманию тормозящих влияний доминанты.

Понять природу координирующих торможений в смысле «парабиоза» затруднительно. Чтобы центр тормозился по типу парабиоза, необходимо допустить одно из двух условий: или 1) при прежних энергиях раздражения внезапно понижается лабильность центра, или 2) при прежней лабильности центра энергия раздражения (частота и сила импульсов) внезапно возрастает. Ссылаться на внезапное понижение лабильности всех тех центров, которые в данный момент подлежат торможению, — значит для объяс-

нения одной загадки ставить мысль перед другой: кто этот благодетельный фактор, который так своевременно изменяет лабильность действующих центров, подготовляя одни из них к торможению, другие к возбуждению? Предполагать, что на совокупность центров, подлежащих сейчас торможению, падают усиленные или учащенные импульсы, тогда как для положительной работы тех же центров достаточно редких и умеренных импульсов, значило бы допустить, что работа нервного механизма рассчитана на невероятно расточительную трату энергии.

Многие данные заставляют предполагать, что в центрах, рядом с парабиотическим торможением, должны иметь место торможения иной, более экономической природы.

V

Вполне исключительное значение должна иметь доминанта в высших этиках центральной нервной системы — в головных сегментах. Еще в 1888—1889 гг. Gotsch и Horsley обнаружили, что энергия возбуждения в спинальных двигательных приборах в общем тем больше, чем с более высоких этажей нервной системы они получают импульс. Спинальный центр возбуждается приблизительно вдвое сильнее с коры полушарий, чем с волокон внутренней капсулы, и приблизительно в семь раз сильнее с коры, чем со спинальной рефлекторной дуги. К головным сегментам тела приурочены рецепторы на расстоянии, и биологически очень естественно, что именно головным ганглиям этих органов предваряющей рецепции на расстоянии должна принадлежать преобладающая и руководящая роль при иннервации прочих нервных этажей. Если бы в животном воспреобладали рефлексы спинального типа, т.е. реакции на ближайшие, осязательно контактные раздражители, тотчас чрезвычайно возрастали бы шансы погибнуть от вредных влияний среды. Характерная черта реакций на органы чувств головных этажей в том, что они предупреждают реакции на контактно-непосредственные рецепторы и являются предварениями последних: это реакции «пробы» («attempt»), по выражению Sherrington'a. В качестве рефлекторных двигателей рецепторы на расстоянии характеризуются наклонностью возбуждать и контролировать мускулатуру животного в целом как единую машину, возбуждая локомоцию или прекращая ее в том или ином целом же положении тела, в той или иной позе, представляющей устойчивое положение не отдельных конечностей и не отдельных комплексов органов, но всей мускулатуры в целом.

Когда брюхоногий моллюск Planorbis corneus движется по дну аквариума, высоко подняв раковину и выставляя вперед напряженные щупальцы, рефлексы на прикосновение к боковой поверхности его тела резко отличаются от тех, что получаются при состоянии, когда моллюск остановился, а щупальцы прижаты к телу, или при состоянии, когда те же щупальцы на неподвижном

животном расслаблены безразлично. На моллюске, находящемся в деятельной локомоции, нанесение легких тактильных раздражений на ноге только усиливает локомоцию и напряжение щупалец. И в то время когда контактное раздражение ноги вызывает одно лишь усиление напряжения щупалец, местных рефлексов в ноге (местного поеживания) нет, — продолжается локомоция, только с усиленным напряжением позы «внимания вперед».

Чем выше ранг животного, тем разнообразнее, изобильнее и вместе дальновиднее аппарат предваряющей рецепции: периферические высшие органы чувств и нарастающие над ними головные ганглии. Надо сравнить в этом отношении глубину среды, в которой с успехом может предвкушать и предупреждать свои контактные рецепции Planorbis corneus с его тентакулами и близорукими «глазами», орел — с его изумительным зрительным прибором и, наконец, адмирал в Гельголандском бою, управляющий по беспроволочному телеграфу невидимыми эскадрами против невидимого врага.

Головной аппарат высшего животного, в общем, может быть охарактеризован как орган со множеством переменных, чрезвычайно длинных щупалец, из которых выставляется вперед, для предвкушения событий, то одно, то другое; и «опыт» животного во внешней среде изменяется в зависимости и от того, какими щупальцами оно пользуется, т.е. как дифференциально и как далеко оно предвкушает и проектирует свою среду в данный момент. Этот удивительный аппарат, представляющий из себя множество переменных, калейдоскопически сменяющихся органов предупредительного восприятия, предвкушения и проектирования среды, и есть головной мозг. Процесс же смены действующих органов достигается посредством образования доминанты и торможения прочего мозгового поля.

VI

В высших этажах и в коре полушарий принцип доминанты является физиологической основой акта внимания и предметного мышления. Что акт внимания должен таить в себе устойчивый очаг возбуждения при торможении других центров, эта мысль намечалась еще у Ferrier, а затем развита Windt'ом, Mc Dougall'ем, Ebbinghaus'ом. В литературе есть указания, что разнообразные слабые раздражения при процессе внимания способствуют его концентрации. Zoneff и Meumann находили, что концентрация внимания усиливается при возбуждении дыхательного и сосудистого центров. Это можно понимать так, что иррадиации с продолговатого мозга способны подкреплять доминанту в коре. Распространяться здесь о природе акта внимания не буду, тем более что говорил о нем в другом месте.

Роль доминанты в предметном мышлении я попробую представить на конкретном примере, который характеризует с достаточной определенностью три фазы в развитии предметного опыта. Мне хотелось бы, чтобы меня не обвинили в кощунстве, когда я прикоснусь к прекрасному человеческому образу в прекрасный момент его жизни с чисто физиологической стороны.

Первая фаза. Достаточно устойчивая доминанта, наметившаяся в организме под влиянием внутренней секреции, рефлекторных влияний и пр., привлекает к себе в качестве поводов к возбуждению самые разнообразные рецепции. Это Наташа Ростова на первом балу в Петербурге: «Он любовался на радостный блеск ее глаз и улыбки, относившейся не к говоренным речам, а к ее внутреннему счастью... вы видите, как меня выбирают, и я этому рада, и я счастлива, и я всех люблю, и мы с вами все это понимаем, — и еще многое, многое сказала эта улыбка». Стадия укрепления наличной доминанты по преимуществу.

Вторая фаза. Из множества действующих рецепций доминанта вылавливает группу рецепций, которая для нее в особенности биологически интересна. Это стадия выработки адекватного раздражителя для данной доминанты и вместе стадия предметного выделении данного комплекса раздражителей из среды. «Наташа была молчалива, и не только не была так хороша, как она была на бале, но она была бы дурна, ежели бы она не имела такого кроткого и равнодушного ко всему вида...». Это Наташа у Бергов по возвращении в Москву. Но вот, «князь Андрей с бережливо-нежным выражением стоял перед нею и говорил ей что-то. Она, подняв голову, разрумянившись и видимо стараясь удержать порывистое дыхание, смотрела на него. И яркий свет какого-то внутреннего, прежде потушенного, огня опять горел в ней. Она вся преобразилась. Из дурной опять сделалась такою же, какою она была на бале».

Ранее Наташа возбуждена, красива и счастлива для всех, изнутри, экстенсивно. Теперь она хороша, и возбуждена, и счастлива только для одного князя Андрея: доминанта нашла своего адекватного раздражителя.

Третья фаза. Между доминантой (внутренним состоянием) и данным рецептивным содержанием (комплексом раздражителей) устанавливается прочная («адекватная») связь, так что каждый из контрагентов (внутреннее состояние и внешний образ) будут вызывать и подкреплять исключительно друг друга, тогда как прочая душевная жизнь перейдет к новым текущим задачам и новообразованиям. Имя князя Андрея тотчас вызывает в Наташе ту, единственную посреди прочих, доминанту, которая некогда создала для Наташи князя Андрея. Так, определенное состояние центральной нервной системы вызывает для человека индивидуальный образ, а этот образ потом вызывает прежнее состояние центральной нервной системы.

Среда поделилась целиком на «предметы», каждому из которых отвечает определенная, однажды пережитая доминанта в организме, определенный биологический интерес прошлого. Я узнаю вновь внешние предметы, насколько воспроизвожу в себе прежние доминанты, и воспроизвожу мои доминанты, насколько узнаю соответствующие предметы среды.

О предметном мышлении с физиологической стороны высказывался И. М. Сеченов. К нему подходит теперь школа И. П. Павлова по методу условных рефлексов. На этот раз я намеренно не буду касаться вопроса о том, как изложенное здесь относится к превосходным страницам Сеченова, или какое место принцип доминанты занимает в терминах учения об условных рефлексах.

В высшей психической жизни инертность господствующего возбуждения, т. е. доминанта переживаемого момента, может служить источником «предубеждения», «навязчивых образов», «галлюцинаций»; но она же дает ученому то маховое колесо, «руководящую идею», «основную гипотезу», которые избавляют мысль от толчков и пестроты и содействуют сцеплению фактов в единый опыт.

VII

Пока доминанта в душе ярка и жива, она держит в своей власти все поле душевной жизни. Все напоминает о ней и о связанных с нею образах и реальностях. Только что человек проснулся, луч солнца, щебетанье за окном уже напоминают о том, что владеет душой и воспроизводит любимую идею, задание, лицо или искание, занимающие главенствующий поток жизни. «Я сплю, а сердце мое бдит». Доминанта характеризуется своей инертностью, т. е. склонностью поддерживаться и повторяться по возможности во всей своей цельности при всем том, что внешняя среда изменилась и прежние поводы к реакции ушли. Доминанта оставляет за собой в центральной нервной системе прочный, иногда неизгладимый след. В душе может жить одновременно множество потенциальных доминант — следов от прежней жизнедеятельности. Они поочередно выплывают в поле душевной работы и ясного внимания, живут здесь некоторое время, подводя свои итоги, и затем снова погружаются вглубь, уступая поле товаркам. Но и при погружении из поля ясной работы сознания они не замирают и не прекращают своей жизни. Научные искания и намечающиеся мысли продолжают обогащаться, преобразовываться, расти и там, так что, возвратившись потом в сознание, они оказываются более содержательными, созревшими и обоснованными. Несколько сложных научных проблем может зреть в подсознательном рядом и одновременно, лишь изредка выплывая в поле внимания, чтобы от времени до времени подвести свои итоги.

Эти высшие кортикальные доминанты, то ярко живущие в поле сознания, то опускающиеся в скрытое состояние, но продолжающие владеть жизнью и из подсознательного, очевидно, совпадают по смыслу с теми «психическими комплексами», о которых говорит Freud и его школа. «Ущемленные комплексы», т.е. попросту заторможенные психофизиологические содержания пережитых доминант, могут действовать патогенно, когда они не были в свое время достаточно вплетены и координированы в прочей психической массе. Тогда последующая душевная жизнь будет борьбой вытесняющих друг друга несогласных доминант, которые стоят друг перед другом «как инородные тела».

Чем более согласованы между собой последовательно переживаемые содержания внимания, чем непрерывнее ткань прежней жизни сознания, тем более плавны будут последующие переходы душевной жизни от одной доминанты к другой. «Es ist doch ein Genuss, ein so ruhiges Denken zu hören wie das seinige ist», — говорил Ludwig о Helmholtz'e.

Надо ли представлять себе доминанту как топографически единый пункт возбуждения в центральной нервной системе? По всем данным, доминанта в полном разгаре есть комплекс определенных симптомов во всем организме — и в мышцах, и в секреторной работе, и в сосудистой деятельности. Поэтому она представляется скорее как определенная констелляция центров с повышенной возбудимостью в разнообразных этажах головного и спинного мозга, а также в автономной системе.

Когда кора возобновляет прежде передвижную доминанту, дело идет о более или менее подробном восстановлении в организме всего комплекса центральных, мышечных, выделительных и сосудистых явлений. Когда это нужно, кора умеет восстановить прежнюю констелляцию до такой полноты, что переживается вновь конкретное содержание тогдашнего опыта, быть может, до галлюцинации. Более обычно восстановление прежде пережитых доминант лишь частичное, экономическое, в виде символов. В связи с этим и комплекс органов, участвующих в переживании восстановленной доминанты, будет сокращенным — может быть, ограничится одним кортикальным уровнем.

Чисто кортикальная доминанта, наверное, есть позднейший продукт экономической выработки. Кора — орган возобновления и краткого переживания прежних доминант с меньшей инерцией и с целью их экономического сочетания.

С нашей точки зрения, всякое «понятие» и «представление», всякое индивидуализированное психическое содержание, которым мы располагаем и которое можем вызвать в себе, есть след от пережитой некогда доминанты. След однажды пережитой доми-

нанты, а подчас и вся пережитая доминанта могут быть вызваны вновь в поле внимания, как только возобновится, хотя бы частично, раздражитель, ставший для нее адекватным. Старый и дряхлый боевой конь весь преображается и по-прежнему мчится в строй при звуке сигнальной трубы.

Ухтомский А.А. Собрание сочинений. Т. 1. — Л.: Изд-во Ленинградского гос. ун-та им. А.А.Жданова, 1950. — С. 163—172. [Впервые опубликовано в: Русский физиологический журнал. Т. VI. — Вып. 1, 2, 3 (1923). — С. 31—45].

П.К.АНОХИН

СИСТЕМОГЕНЕЗ КАК ОБЩАЯ ЗАКОНОМЕРНОСТЬ РАЗВИТИЯ, ПОДГОТАВЛИВАЮЩАЯ ВРОЖДЕННУЮ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

В последние годы становится все более и более очевидным, что изучение процессов онтогенеза нервной деятельности открывает перед нами широкие возможности к пониманию таких механизмов нервной системы, которые у взрослого организма уже не могут быть проанализированы с достаточной степенью точности. С другой стороны, изучение нервных механизмов в пренатальном и постнатальном онтогенезе помогает понять основные принципы эволюции приспособительной деятельности животных по отношению к внешнему миру, механизмы формирования и передачи этих приспособительных способностей от родителей к потомству.

Именно здесь лежит ключ к пониманию и разрешению проблемы врожденного поведения.

Исследование онтогенетического периода в становлении безусловных рефлексов неизбежно должно гармонично сочетать в себе изучение общих принципов эволюции приспособительной деятельности и раскрытие конкретных механизмов этих принципов у данного вида животных, в данных условиях существования и для данного конкретного функционального приспособления. Мы должны исходить из факта, что жизненно важная приспособительная деятельность животного должна быть непременно в какой-то степени готовой к моменту рождения, ибо только ее функциональная полноценность может обеспечить новорожденному успешное выживание на основе естественного отбора. Вместе с тем хорошо известно, что каждое животное в момент рождения должно быть не вообще «созревшим», а избирательно и подготовленным к особенностям именно той экологии, которая является характерной для данного вида.

Иначе говоря, новорожденный, например белки, уже в момент рождения должен иметь набор соответствующих приспособительных актов, новорожденный обезьяны имеет приспособительные свойства в другой комбинации, птенцы же должны быть приспособлены к совершенно иным условиям существования. И даже больше того, каждая из птиц к моменту вылупления должна иметь набор соответствующих и характерных именно для нее врожденных реакций.

Например, цыпленок сразу же по вылуплении из яйца принимается бойко клевать разбросанные на полу зерна, в то время как птенцы грача долгое время пассивно принимают корм от родителей, но у них совершенно готова система процессов раскрытия клюва в ответ на точные стимулы.

Как известно, забота о выживании новорожденного у разных видов животных по-разному поделена между родителями и самим новорожденным. В то время как у одних существ она во многом зависит от родителей (человек), у других она оказывается уже почти полностью передана новорожденному самим процессом эмбриогенеза (страус, морская свинка, лошадь и др.). Но наряду с этим, как бы ни были своеобразны приспособительные деятельности данного вида животного по соображениям естественного отбора, они неизбежно должны быть готовы к моменту рождения. Из этих предпосылок следует один важнейший вывод, который в значительной степени направлял наши более чем тридцатилетние исследования эмбриогенеза нервной деятельности.

Если формы приспособительной деятельности различны, если в каждом отдельном случае новорожденное животное должно быть приспособлено к характерной именно для него экологической ситуации, то, следовательно, *механизмы эмбриогенетического развития нервной деятельности в каждом отдельном случае должны быть своеобразными, индивидуальными и специфичными для данного вида животных.*

Попытки сформулировать такие принципы имели место не один раз. Наиболее значительной и популярной является теория Coghill, предполагающая, что первичной формой деятельности является «тотальная» форма деятельности всей мускулатуры тела, выраженная в термине «mass action». Именно эта тотальная форма и является, по Coghill, своеобразным регулятором всего развития дифференцированных форм приспособительных реакций. Эти дифференциации более частных форм деятельности происходят внутри уже имеющегося тотального комплекса путем процесса «индивидуации».

Теория Coghill нашла себе многих последователей как среди физиологов, так и среди педиатров (Irvin, 1932; Barcroft, 1938; Barcroft, et Barren, 1939). Наряду с этим она встретила и возражения, которые были основаны на противоречивых фактах, полученных, например, при изучении развития двигательных реакций новорож-

денного ребенка. Новые факты прежде всего противоречили принципу проксимодистального развития, неизбежно вытекающему из теории «примата тотального комплекса» Coghill. Очень важно отметить, что теория Coghill была развита им на основе наблюдений только над одним и тем же видом животных (амблистома). Наши исследования развития нервной деятельности в эмбриогенезе, выполненные на животных различных видов (рыбы, амблистомы, птицы, млекопитающие и живые эмбрионы человека), показали, что концепция Coghill неправильна и является результатом того, что он исследовал всегда только один и тот же объект — амблистому (amblystoma tigrinum et punctatum).

Учитывая нашу исходную предпосылку, что индивидуальных эмбриогенезов столько, сколько существует видов животных, мы, естественно, должны прийти к заключению, что общая закономерность эмбриогенетического развития может быть сформулирована только на основе преодоления этого огромного многообразия индивидуальных эмбриогенезов и вычленения из них того общего, что может быть закономерностью для всех видов животных. Именно эти соображения и руководили нами при выработке концепции системогенеза, которая должна была компенсировать недостаточность «органогенеза», «морфогенеза», «рефлексогенеза» и, наконец, «примата целого» как принципов развития.

Я не имею возможности привести здесь даже в кратком изложении все те эксперименты, которые были опубликованы мной и моими сотрудниками за последние 30 лет. Позволю себе лишь сформулировать наши исходные предпосылки и привести некоторые конкретные результаты наших исследований, которые в целом раскрывают закономерности онтогенетического развития функций как до момента рождения, так и после него, когда с первой же минуты начинают образовываться условно-рефлекторные связи.

ТЕОРИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

В основе наших работ по эмбриогенезу нервной деятельности лежит общефизиологическая теория функциональной системы, разработанная в результате наших исследований по компенсаторным приспособлениям нарушенных функций организма (П. К. Анохин, 1935). <...>

Как показали наши исследования, всякая компенсация нарушенных функций, т. е. восстановление конечного полезного эффекта, может иметь место только с мобилизацией значительного числа физиологических компонентов, часто расположенных в различных частях центральной нервной системы и рабочей периферии, однако всегда функционально объединенных на осно-

ве получения конечного приспособительного эффекта, необходимого в данный момент. Такое широкое функциональное объединение различно локализованных структур и процессов на основе получения конечного (приспособительного) эффекта и было нами названо функциональной системой.

Мы различаем несколько типов функциональных систем с различной степенью изменчивости, т.е. с различной возможностью менять свою структурную основу и пластично использовать различные отделы центральной нервной системы. Например, функциональная система дыхания, в значительной степени составленная из врожденных и стабильных взаимодействий, обладает весьма малой пластичностью в отношении выбора участвующих центральных и периферических компонентов.

Наоборот, функциональная система, обеспечивающая передвижение тела в пространстве, может иметь чрезвычайное многообразие по составу центральных и периферических (мышц) компонентов. В самом деле, мы можем приблизиться к одному и тому же пункту различными способами: прыжками, на двух ногах, на четвереньках и, наконец, кубарем, как это, например, делали крысы в опытах Lashley, достигая кормушки бочкообразным движением (Lashley, 1930).

Одним из важных условий целостности функциональной системы как интегративного образования организма, включающего в себя центральные и периферические образования, мы считаем наличие обратной афферентации о достигнутом конечном приспособительном эффекте. Это позволило нам рассматривать функциональную систему как замкнутое физиологическое образование с непрерывной обратной информацией об успешности данного приспособительного действия (П.К.Анохин, 1935). В сущности, в этой теории были предвосхищены все основные черты кибернетического замкнутого контура с обратной связью, т.е. «feed back», как она была названа позднее.

В то время нас интересовали основные механизмы интегративной деятельности нервной системы, и потому мы использовали принцип функциональной системы как единицу саморегуляторных приспособлений в многообразной деятельности целого организма.

Нами были сформулированы следующие основные признаки функциональной системы как интегративного образования.

1. Функциональная система, как правило, является центрально-периферическим образованием, становясь, таким образом, конкретным аппаратом саморегуляции. Она поддерживает свое единство на основе циклической циркуляции от периферии к центрам и от центров к периферии, хотя и не является «кольцом» в полном смысле этого слова.

2. Существование любой функциональной системы непременно связано с получением какого-либо четко очерченного приспо-

собительного эффекта. Именно этот конечный эффект определяет то или иное распределение возбуждений и активностей по функциональной системе в целом.

3. Другим абсолютным признаком функциональной системы является наличие рецепторных аппаратов, оценивающих результаты ее действия. Эти рецепторные аппараты могут быть врожденными, как, например, хеморецепторы в дыхательной системе или осморецепторы в обширной функциональной системе, регулирующей уровень осмотического давления крови. В других случаях это могут быть обширные афферентные образования центральной нервной системы, воспринимающие афферентную сигнализацию с периферии о результатах действия.

Такие центральные объединения, выполняющие роль рецептора результатов действия (акцептор действия), создаются ex tempore, динамически, в процессе формирования функциональной системы, приспосабливающей организм к экстренно сложившейся ситуации. Характерной чертой этого афферентного аппарата является то, что он складывается до получения самих результатов действия.

4. Каждый приспособительный эффект функциональной системы, т.е. результат действия, формирует поток обратных афферентаций, весьма детально представляющих все важнейшие признаки (параметры) полученных результатов. В том случае, когда при подборе наиболее эффективного результата эта обратная афферентация закрепляет последнее, наиболее эффективное действие, она становится «санкционирующей афферентацией» (П.К.Анохин, 1935).

5. В поведенческом смысле функциональная система имеет ряд дополнительных широко разветвленных аппаратов.

6. Функциональные системы, на основе которых строится приспособительная деятельность новорожденных животных к характерным для них экологическим факторам, обладают всеми указанными выше чертами и архитектурно оказываются созревшими точно к моменту рождения. Из этого следует, что *объединение частей функциональной системы (принцип консолидации) должно стать функционально полноценным на каком-то сроке развития плода еще до момента рождения.*

Учитывая все сформулированные выше свойства функциональной системы и зная, что они становятся совершенно полноценными к моменту рождения, мы неизбежно должны были поставить перед собой вопрос: *с помощью каких механизмов и на основе каких процессов многочисленные и различные по сложности компоненты функциональной системы, часто лежащие в отдалении друг от друга, могут успешно объединяться точно к моменту рождения?*

Разбору и характеристике конкретных эмбриогенетических механизмов и будут посвящены последующие разделы.

ГЕТЕРОХРОНИЯ РОСТА, ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ СИСТЕМА И СИСТЕМОГЕНЕЗ

Из предыдущего изложения ясно, что категорическим фактором, обеспечивающим выживание новорожденного, является требование полноценности жизненно важных функциональных систем новорожденного к моменту рождения. Каждая из них должна непременно включать в себя уже созревшие к моменту рождения следующие звенья: а) специфические рецепторные аппараты, воспринимающие воздействия экологических факторов; б) проводниковые аппараты, доставляющие периферическую информацию к центральной нервной системе; в) центральные межнейрональные (синаптические) соотношения, определяющие наиболее ответственный участок интегрирования полноценного акта; г) совокупность периферических рабочих аппаратов с их нервными окончаниями (органные синапсы), позволяющая получить рабочий эффект системы; д) совокупность афферентных аппаратов, в сумме обеспечивающих обратную афферентацию о степени успешности данного жизненно важного приспособительного действия новорожденного, т.е., иначе говоря, информацию о всех параметрах полученного результата.

Биологическая особенность эмбриогенеза состоит именно в том, что малейший дефект созревания функциональной системы в одном из ее многочисленных и различно локализованных звеньев немедленно сказывается в дефектах конечного полезного эффекта, т.е. приспособления, и вводит в действие закон естественного отбора, который и устраняет данную неполноценную особь.

Могучим средством эволюции, благодаря которому устанавливаются гармонические соотношения между всеми многочисленными и различными по сложности компонентами функциональной системы новорожденного животного, является гетерохрония в закладках и темпах развития различных структурных образований зародыша. Гетерохрония является специальной закономерностью, состоящей в неравномерном развертывании наследственной информации. Благодаря этой наследственно закрепленной особенности созревания обеспечивается основное требование выживания новорожденного — *гармоническое соотношение структуры и функции данного новорожденного организма с внезапно возникающим воздействием на него экологических факторов.*

Таким образом, гетерохрония в развитии структур зародыша является одним из мощных средств в осуществлении единого закона эктогенетического развития, как его понимали великий естествоиспытатель А.Н.Северцов и его школа (Б.С.Матвеев, 1929; С.В.Емельянов, 1963; Кржыжановский, Боголюбский, В.В.Бунак и др.). Гетерохронность в эмбриональном развитии отдельных

структур зародыша служит основной задаче эволюции — *наделению новорожденного полноценными и жизненно важными функциональными системами.*

Такой избирательный и гетерохронный рост структур зародыша не связан с равномерным созреванием органа как целого, например мозга, так как может касаться лишь нескольких его клеточных элементов и проводящих структур, участвующих, однако, в обширных центрально-периферических функциональных объединениях за пределами данного органа. Из этого следует, что понятие «органогенез», пока еще занимающее основное место в теории эволюционной морфологии, не может объяснить нам системный характер морфогенетических процессов зародышевого развития. Понятие «органогенез» не может охватить также все то многообразие избирательных связей, которые образуются между различными органами и тканями в процессе созревания функциональной системы как целого.

Все это вместе взятое заставило нас еще в 1937 г. ввести новое понятие — системогенез, которое наиболее полно охватывает и характеризует описанные выше закономерности эмбрионального созревания функций (П. К. Анохин, 1937, 1947, 1948, 1949, 1954, 1955, 1956, 1958).

Итак, системогенез — это избирательное и ускоренное по темпам развитие в эмбриогенезе разнообразных по качеству и локализации структурных образований, которые, консолидируясь в целом, интегрируют полноценную функциональную систему, обеспечивающую новорожденному выживание. Такое избирательное объединение разнородных структур организма в функциональную систему, в свою очередь, становится возможным только на основе гетерохронии в закладках и темпах развития и в моментах консолидации этих структур на протяжении всего эмбрионального развития.

Одной из основных закономерностей жизни организма является непрерывное развитие, поэтапное включение и смена его функциональных систем, обеспечивающих ему адекватное приспособление на различных этапах его постнатальной жизни. В связи с этим гетерохронные процессы структурного развития нами подразделяются на две основные категории: а) внутрисистемная гетерохрония; б) межсистемная гетерохрония.

Первая форма гетерохронного развития представляет собой неодновременную закладку и различные темпы созревания отдельных фрагментов одной и той же функциональной системы. Эта гетерохронность определяется главным образом различной степенью сложности строения отдельных фрагментов функциональной системы.

Вторая форма гетерохронии относится к закладке и темпам развития таких структурных образований, которые будут необходимы организму в различные периоды его постнатального развития.

Естественно, что между первой и второй формой гетерохронного развития имеются перекрытия и взаимодействия, однако выделение их в отдельные формы обеспечивает правильную перспективу в исследованиях закономерностей гетерохронного роста различных структур организма.

Системогенез как общая закономерность развития особенно четко выявляется на стадии эмбрионального развития, поскольку здесь на коротком отрезке времени происходит как бы конденсированное гетерохронное созревание многих жизненно важных функций организма. Являясь следствием длительного филогенетического развития и закрепления наследственностью наиболее прогрессивных форм приспособления, системогенез вместе с тем позволяет нам понять закономерности преобразования органов и структур организма на всем протяжении эволюции. Этим оправдывается объединение на основе указанной концепции исследовательских интересов биологов, морфологов и физиологов.

ХИМИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ В СОЗРЕВАНИИ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ МОЗГА

Как архитектурное физиологическое образование функциональная система в целом, как мы видели, включает в себя огромное многообразие отдельных компонентов, отличающихся друг от друга по сложности строения, тканевой принадлежности и химической специфике. Именно это своеобразие и удельный вес компонентов функциональной системы и составляют основу для ее неравномерного созревания в разные периоды эмбриогенеза. Различия компонентов по сложности и наряду с этим неизбежное обязательное одновременное вступление их в действие в момент рождения в форме полноценной консолидированной функциональной системы представляют собой категорический фактор, который в процессе эволюции привел к избирательной закладке и ускоренному росту отдельных структур. Эти особенности закладки и темпов роста определяют внутрисистемную и межсистемную гетерохронию.

Однако, как показывают прямые эксперименты, *структурная* гетерохрония, подготовляющая формирование функциональных систем организма, не является фактически началом гетерохронного развития компонентов функциональной системы.

Ей, как правило, предшествуют биохимическое ускорение и биохимическое формирование различных преструктурных образований. Этот факт с особенной отчетливостью можно продемонстрировать на созревании синаптических образований с хорошо известными физиологическими свойствами.

В отдельных случаях мы можем здесь подметить демонстративную диссоциацию во времени тех особенностей синаптического

проведения и синаптической чувствительности, которые у взрослого уже являются неразделимыми его свойствами. Например, по опытам на взрослых животных мы привыкли думать, что факт проведения возбуждения через нейромускулярный синапс поперечнополосатой мышцы и чувствительность этого синапса к кураре неотделимы друг от друга.

Прямые исследования ранних стадий онтогенеза, проведенные в нашей лаборатории, показывают, однако, что имеется такая стадия созревания нейромускулярного синапса, когда возбуждение свободно проходит через него и животное легко осуществляет локомоторные акты, однако он еще не является зрелым в полном смысле этого слова. Например, кураре в этой стадии онтогенетического развития не производит своего парализующего действия и потому аксолотль в этой стадии (32 по Харрисону) может свободно плавать в 1% растворе кураре, производя плавательные S-образные движения. Но тот же самый аксолотль всего лишь через 5 дней немедленно и полностью парализуется тем же раствором кураре (Т.Т.Алексеева, 1941).

Еще более демонстративно эта закономерность выявляется при действии на центральную нервную систему веществ типа успокоителей. Так, в постнатальном онтогенезе кролика можно найти такую стадию созревания корково-подкорковых соотношений, когда в ответ на раздражение седалищного нерва уже созрели синаптические условия для формирования болевой десинхронизации корковой электрической активности. Это примерно 10—11-й день постнатальной жизни. Однако инъекция аминазина, которой обычно блокируют болевую активацию коры мозга у взрослого организма, в данном периоде развития не производит этого блокирования: после инъекции аминазина болевое раздражение, так же как и раньше, вызывает десинхронизацию электрической активности коры мозга. Но через 5—6 дней инъекция аминазина в той же дозировке полностью блокирует болевую активацию коры (Ф.Ата-Мурадова, 1960).

Из приведенных примеров видно, что в процессе онтогенеза уже на молекулярном уровне происходит гетерохронное созревание тех химических констелляций, которые должны принять на себя действие различных блокирующих фармакологических средств.

Обращает на себя внимание тот факт, что натуральная форма проведения возбуждений созревает во всех случаях раньше, чем созревают химические комплексы синаптической протоплазмы, способные воспринимать действие посторонних фармакологических веществ. Эта своеобразная молекулярная диссоциация является одним из доказательств того, что при развитии проводящих свойств синаптических образований гетерохронность структур предваряется еще более тонкой гетерохронией в создании молекулярных группировок.

НЕКОТОРЫЕ ПРИМЕРЫ ГЕТЕРОГЕННОГО СОЗРЕВАНИЯ КОМПОНЕНТОВ РАЗЛИЧНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ

В нашей лаборатории было подробно изучено созревание различных систем, обеспечивающих основные жизненно важные функции новорожденных. Методом морфофизиологических корреляций были изучены функциональные системы, обеспечивающие сосание, дыхание, функцию повисания, прием пищи у птиц, связь плавания и хождения у аксолотля и т. д. Для всех этих исследований были использованы новорожденные животные всех видов до живых плодов человека включительно. Исследование показало, что во всех случаях обеспечения жизненно важных функций новорожденного соответствующими структурами речь идет всегда о гетерохронном созревании различных нервных структур. Структуры, которые в совокупности должны составить к моменту рождения функциональную систему, выполняющую жизненно важное назначение, закладываются и созревают избирательно и ускоренно. Все эти частные структуры вступают в синаптические контакты друг с другом и образуют в конце концов вполне очерченную функциональную систему, способную обеспечить животное минимумом приспособительного полезного эффекта, необходимого в экологической ситуации, характерной для данного вида животных.

Таким образом, гетерохронное созревание структур в процессе эмбриогенеза есть могучее средство, с помощью которого неодинаковые по сложности компоненты системы эволюции «подгоняются» к одновременному вступлению в функцию в масштабах гармонически консолидированной функциональной системы.

Именно благодаря этой закономерности центральные соотношения между клетками ядер тройничного и лицевого нервов, являясь наиболее тонкими и важными в пределах функциональной системы сосания, закладываются уже в стадии незакрытой нервной трубки (Tilney, 1938; Т.И.Белова, 1965).

Однако эта гетерохронность развития не ограничивается закладкой целых ядер черепно-мозговых нервов. Если посмотреть на этот процесс более внимательно, то можно обнаружить почти бесконечное разнообразие стадий созревания у отдельных элементов этих нервов. Однако все это разнообразие подчинено одному универсальному требованию эволюции — *сформировать жизненно важные функциональные системы к моменту рождения и тем самым обеспечить выживание новорожденного.*

Например, лицевой нерв, рассматриваемый с анатомической точки зрения, представляет собой отдельное образование, однако в определенной стадии эмбриогенеза мы встречаем внутри него чрезвычайную неравномерность в степенях созревания отдельных

волокон, составляющих этот ствол. Волокна, идущие к сосательной мышце (orbicularis oris), обеспечивающей наиболее ответственный момент сосания — вакуум, оказываются уже миелинизированными и образовавшими синаптическую связь с мышечными волокнами сосательной мышцы. В то же время ни одна другая мышца лица не имеет столь хорошо оформленных волокон и синаптических образований (И. И. Вайнштейн, 1949).

Если мы теперь обратимся к ядру лицевого нерва в продолговатом мозге, то можем увидеть, что и здесь разные клеточные группы созревают и дифференцируются с различной степенью скорости. В то время как фракции ядра лицевого нерва, имеющие отношение к функциональной системе сосания, уже полностью дифференцировались, то части ядра лицевого нерва, которые дают начало лобным ветвям лицевого нерва, еще только начинают дифференцироваться

Итак, мы видим, что уже в пределах одного и того же нерва и его центра идет хорошо заметное ускоренное созревание фрагментов, входящих в жизненно важную функциональную систему сосания. Несомненно, такая же дифференциация имеет место во всех остальных частях функциональной системы сосания, особенно в ее центральной интеграции с избирательным и ускоренным созреванием именно ее компонентов, особенно синаптических образований.

Совершенно такая же закономерность имеет место и в случае созревания реакции повисания, обнаруживающейся уже на V месяце эмбрионального развития и тесно связанной с формированием так называемого хватательного рефлекса. Морфологическая основа этой функциональной системы была подробна изучена в нашей лаборатории К. В. Шулейкиной (1953). Ею было показано, что из всех нервов руки прежде всего и полнее всего созревают нервы, обеспечивающие сокращение мышцы сгибателей пальцев. В той стадии, когда нерв сгибателей уже дифференцирован, остальные нервы, например межкостный, не имеют еще такой степени дифференциации.

В нашей лаборатории были подробно исследованы с функциональной и морфологической стороны различные фрагменты этой функциональной системы, которая призвана удерживать тело в висячем положении. Например, клетки передних рогов восьмого сегмента спинного мозга, иннервирующие сгибание пальцев руки, оказываются совершенно дифференцированными уже на VI месяце беременности, в то время как клетки пятого сегмента шейной области спинного мозга оказываются еще недифференцированными. Здесь наблюдается явный избирательный и ускоренный рост моторных клеток, имеющих прямое отношение к мышцам глубокого сгибателя, т. е. к хватательному рефлексу.

Интересно отметить, что этот гетерохронный рост идет вопреки (!) закону проксимо-дистального развития, по которому долж-

ны были бы созреть прежде всего моторные клетки пятого сегмента.

Если эти морфологические исследования произвести еще более широко с включением и нисходящего контроля для моторных нейронов восьмого сегмента, то можно заметить, что из ствола мозга опускается проводящий пучок, волокна которого распространяются только на восьмом сегменте, т.е. именно там, где имеются моторные клетки, иннервирующие мышцы глубокого сгибателя. Этот пучок на данном периоде развития является единственным на сегментах спинного мозга, и потому он был назван нами первичным пучком (К.В.Шулейкина, 1958). Его ускоренный рост есть прямое указание на избирательное созревание той функциональной системы, которая уже в первые минуты после рождения наших далеких предков, обезьяноподобных существ, как и у современной обезьяны, должна быть готова к выполнению весьма ответственной функции — удерживанию вцепившегося в шерсть новорожденного на теле матери.

Наблюдения над современными обезьянами показывают, что эта ответственная функция удержания новорожденного на теле матери является жизненно важной функцией в особенных экологических условиях обезьян.

Пожалуй, наиболее демонстративными примерами избирательного и ускоренного созревания структур для жизненно важных функциональных систем, необходимых для выживания новорожденного, могут служить эмбриональное и постнатальное созревание птиц. В течение 12 лет мы изучали поведение эмбрионов и новорожденных птенцов грача (Я.А.Милягин, 1951). Эти животные дают исключительно демонстративный пример избирательного и ускоренного созревания тех нервных структур, которые должны обеспечить первоочередные, приспособительные реакции птенца, точно соответствующие его экологическим факторам.

Можно напомнить, например, что только что вылупившиеся птенцы грача немедленно отвечают раскрытием клюва на звук «кар-р-р» и на движение воздуха. Оба эти раздражителя являются обязательными стимулами для приема пищи в натуральных условиях жизни грача. Анализ способностей слухового аппарата только что вылупившегося грача показывает, что к моменту вылупления в этом аппарате совершенно созрели лишь только те рецепторные элементы, которые способны воспринимать все составляющие части звука «кар-р-р». Анализ с помощью чистых тонов показал, что все остальные рецепторные образования к моменту вылупления оказываются несозревшими или не установившими синаптических контактов с функциональной системой приема пищи (Я.А.Милягин, 1954). В этом факте нельзя не видеть чрезвычайно демонстративного доказательства избирательного созревания рецепторных аппаратов и их синаптических связей в центральной

нервной системе в точном соответствии с экологическими факторами данного вида животных.

В целях более глубокого изучения и понимания этой закономерности мы сопоставили поведение новорожденных птенцов грача с поведением новорожденных птенцов других птиц, например живущих в дупле Muscicapa Hypoleuca.

Как можно было видеть, в данных условиях активным стимулом оказалось затемнение дупла, неизбежно наступающее, когда мать, прилетающая с кормом, закрывает собой единственное отверстие, через которое поступал свет. Ясно, что к моменту вылупления этих птенцов в центральной нервной системе должны избирательно созреть те синаптические организации, которые обеспечивают восприятие перемены освещения и направляют возбуждение на эффекторные пути, формирующие раскрытие клюва.

Сопоставляя все приведенные выше факты, мы можем сформулировать универсальное правило, по которому в процессе эмбриогенеза подготовляются все жизненно важные функциональные системы новорожденного организма, т.е. врожденные деятельности.

Это правило состоит в следующем: *на фоне созревания различных структур организма в процессе эмбрионального развития начинают выделяться своим ускоренным ростом и дифференциацией те структуры, которые обеспечивают готовность новорожденного данного вида животных к выживанию в специфических для него условиях существования.* Это ускорение может быть настолько демонстративным (например, в случае хватательного рефлекса), что вообще созревшими оказываются только структуры, принадлежащие первоочередной функциональной системе, в то время как соседние с ними структуры оказываются еще недифференцированными, а часто даже несозревшими. Удивительной демонстрацией этого правила является эмбриональное развитие сумчатых животных (Opossum).

Таким образом, в процессе эмбриогенеза орган не созревает одновременно и равномерно как целое во всех своих частях, имеющих функциональное значение, как, например, конечность или спинной мозг. Созревают избирательно и ускоренно только те части и структура этих органов, которые необходимы для осуществления жизненно важной функции сразу же после рождения.

Очень важно отметить, что эти фрагменты различных органов, часто очень удаленных друг от друга анатомически, закладываясь и развиваясь вначале в какой-то степени изолированно, впоследствии консолидируются между собой и образуют полноценную, синаптически связанную функциональную систему. Как видно, избирательный рост и созревание структур подчиняются закону формирования функциональных систем, обеспечивающих выживание новорожденного.

Следовательно, мы наблюдаем такое развитие структур эмбриона, которое радикально отличается от того, что выражено в понятии органогенеза, предполагающего более или менее равномерное созревание органов в целом. В действительности, дело обстоит как раз наоборот: происходит ускоренное и избирательное созревание тех частей и структур органов, которые в будущем составят функциональную систему, не зависящую от созревания органов в целом. Это и есть новая закономерность развития, которую мы назвали системогенезом.

СИСТЕМОГЕНЕЗ КАК РЕГУЛЯТОР РАЗВИТИЯ ВРОЖДЕННОЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Из предыдущих глав следует, что, образно выражаясь, в массе эмбриона идут незримые процессы ускоренных и избирательных формирований таких субстратов, которые в дальнейшем, объединившись, должны дать полноценную и разветвленную функциональную систему с положительным приспособительным эффектом для новорожденного.

Именно поэтому мы и ввели в качестве нового понятия «системогенез». Этот термин, как нам кажется, вполне отвечает содержанию процесса, который сводится к появлению функций, а не органов. В самом деле, рука как орган еще не оформилась во всех своих компонентах, в частности не закончена иннервация многих мышц предплечья, однако иннервация сгибателей, обеспечивающих хватательную функцию, уже сформировалась. Из разобранных выше примеров можно заимствовать немало иллюстраций такой закономерности развития функции. В связи с вполне определенной закономерностью, проявлявшейся положительно во всех примерах, взятых нами из различных классов животных, постепенно сложились те специфические принципы системогенеза, которые и направляют нашу исследовательскую работу.

При решении общих вопросов развития мозга и его врожденных систем эти принципы в одинаковой степени могут быть широко использованы при исследовании эмбрионального и постнатального развития функций. Вместе с тем они раскрывают истинную физиологическую архитектуру того, что мы называем безусловно-рефлекторной, или врожденной, деятельностью. Именно это обстоятельство дает основание привести главнейшие из этих принципов, которые от момента закладки компонента в системе до появления полноценной врожденной приспособительной функции у новорожденного направляют все онтогенетическое развитие животных.

Принцип гетерохронной закладки компонентов функциональной системы. Смысл этого принципа, много раз доказанного,

состоит в том, что независимо от сложности или простоты данного структурного компонента функциональной системы все компоненты, как бы их ни было много, к моменту рождения составляют функциональное целое, т. е. функциональную систему. Анализируя соотношение некоторых компонентов, например в локомоторной функции, сосательной или дыхательной функции, мы можем сказать, что любое рабочее распределение мышечных усилий на периферии во всех этих трех функциональных системах требует чрезвычайно тонкой интеграции возбуждений и торможений в центральной нервной системе, чтобы мог осуществиться рабочий эффект системы. Центральная нервная система как компонент любой из перечисленных функциональных систем должна осуществить сложный процесс интегрирования акта в целом, регулируя его пространственные и временные соотношения.

Например, если в сосательном акте, на периферии, мышцы лица, создающие вакуум в полости рта, начнут сокращаться раньше, чем создастся герметизация ротовой полости благодаря сокращению m. orbicularis oris, то совершенно естественно никакого положительного эффекта данная функциональная система не даст. Таким образом, центральные возбуждения должны быть точно запрограммированы благодаря тончайшим синаптическим организациям на клетках соответствующего центра.

Учитывая все это, мы должны признать, что наиболее тонким компонентом функциональной системы сосания или дыхания является ее центральный компонент. Надо считать поэтому целесообразным филогенетическим приспособлением тот факт, что нервные центры группируются и начинают свое созревание в большинстве случаев раньше, чем закладывается и созревает иннервируемый ими субстрат.

В этом смысле формирование, например, мышечной ткани несравнимо проще и быстрее, чем формирование центрального аппарата, который будет впоследствии интегрировать эти мышцы. Наши наблюдения показывают, что особенно ответственным участком является формирование синапсов с тонко избирательными взаимоотношениями между клетками. И это понятно. Достаточно появиться незначительной неточности во взаимосвязях, чтобы весь комплекс органов и структур, объединенных при выполнении данной функции, был угрожающе дезинтегрирован.

Насколько мне известно, систематическое исследование темпов закладок для различных функциональных систем данного вида животных еще не производилось. Поэтому мне кажется, весьма полезно обратить внимание на эту важную закономерность, благодаря которой функциональные системы организма делаются полноценными именно к моменту рождения. Вполне вероятно, что многие случаи пренатальной неполноценности функций у ново-

рожденного могут быть связаны с недостаточно точной степенью развития и закладки отдельных компонентов функциональной системы, т.е. в конце концов их недостаточной консолидации к моменту рождения.

Принцип фрагментации органа в процессе эмбрионального развития. Как уже говорилось выше, системогенетический тип развития предполагает неоднородный состав органа в каждый отдельный момент его развития. Прежде всего в нем будут развиваться те его фрагменты, которые обеспечивают возможность организации жизненно важной функциональной системы к моменту рождения. Мы хорошо это видим на примере избирательной иннервации мышц лица. Точно так же любой периферический нерв будет созревать по составу своих волокон, подчиняясь той же самой закономерности. Таким образом, на протяжении всего онтогенеза орган как целое имеет асинхронные закладки и различную скорость развития отдельных его фрагментов.

Можно привести в качестве примера уже разобранный выше случай созревания кортиева органа только для тех звуков, которые содержатся в позывном звуке матери (кар-р-р). Конечно, в последующей жизни грача будут полноценными все части кортиева органа, однако для каждого момента он фрагментируется в соответствии с непосредственными требованиями постнатального приспособления.

Можно привести еще один демонстративный пример. Если сопоставить темпы развития клеточных элементов спинного мозга у зародыша цыпленка и зародыша грача, то можно видеть, что дифференцировка клеточных элементов в шейных и люмбальных сегментах идет весьма различно у этих двух видов птиц. В то время как у цыпленка значительно более ускоренно дифференцируются клеточные элементы и межнейрональные связи в люмбальных сегментах, у грача значительно более заметна дифференцировка в области шейных сегментов. Таким образом, мы имеем здесь явную фрагментацию спинного мозга как целого органа, но эта фрагментация демонстративно связана с экологическими особенностями каждого из видов птиц (Т. Пушкарева, 1949).

Нам казалось, что для более ориентированных исследований в этой области было бы важно подчеркнуть особенность неравномерного развития органов тела, тем более что эта неравномерность как в сроках закладки, так и в темпах созревания может зайти столь далеко, что приводит к «локальной рефлекторной деятельности». Из всего описанного выше следует, что так называемые локальные рефлексы есть только избирательно и ускоренно созревшие фрагменты обширных функциональных систем организма.

Принцип консолидации компонентов функциональной системы. Момент консолидации функциональной системы составляет критический пункт ее развития. Для того чтобы проиллюстрировать те

процессы, которые при этом переживает функциональная система, можно привести один из наиболее подробно изученных в нашей лаборатории образцов функциональной системы. Я имею в виду функциональную систему прыжка морской свинки. Биомеханическая архитектура этого акта такова, что нагрузка на различные конечности в нем весьма неодинакова. Поскольку тело передвигается вперед благодаря отталкиванию задними конечностями, на них, естественно, падает главная доля усилий. Вместе с тем наблюдения над плодами морской свинки в возрасте 23—25 дней показывают, что в этой стадии прикосновение щетинкой к мордочке плода немедленно вызывает координированный акт отталкивания задними конечностями, однако, с весьма ограниченным участием туловища. Мы подвергли детальному морфофизиологическому исследованию все этапы развития этой функциональной системы, и особенно момент ее консолидации, поскольку компоненты ее — передние и задние конечности, находящиеся фактически на двух концах тела, составляют большие преимущества для исследователя. Дело в том, что нисходящий путь, клетки которого лежат в стволовой части мозга, постепенно подрастает к люмбальным сегментам и устанавливает синаптические связи с теми моторными элементами люмбальных сегментов, которые уже до этого приобрели хорошую дифференцировку и связь с периферией.

Таким образом, стволовая часть головного мозга, установив тончайшие синаптические связи, в которых отражена архитектура будущей функции — прыжка, постепенно завладевает нижележащими сегментами спинного мозга, причем нисходящие пути устанавливают выборочные синаптические связи для отдельных моторных нейронов люмбальных сегментов. Этим самым создаются условия, при которых сложившиеся до того на сегменте отношения радикально изменяются. Компоненты сегментарных нейрональных объединений под влиянием нисходящего контроля приобретают вполне определенное место в функциональной системе, интегрированной на уровне ствола мозга.

Можно привести ряд доказательств того, что доросший до люмбальных сегментов нисходящий нейрон ствола мозга радикально меняет удельный вес компонентов систем. Например, при развитии спинальных сегментов морской свинки в какой-то степени действует правило осевого градиента, т.е. плечевые сегменты закладываются и дифференцируются несколько ранее, чем люмбальные, хотя и те и другие гетерохронно ускоряются в своем развитии по сравнению с другими структурными образованиями спинного мозга. Однако как только нисходящие пути, берущие начало от стволовых центров, доходят до плечевых и люмбальных сегментов, относительное значение последних сразу же резко меняется. Люмбальные сегменты приобретают особую силу и ведущую роль в функциональной системе прыжка.

Такая резкая переоценка отдельных фрагментов функциональной системы в момент их консолидации является прямым следствием архитектурных особенностей данной функциональной системы. Мы видели много примеров такой переоценки проксимо-дистальных закономерностей развития в момент консолидации функциональной системы. Например, начальная стадия (8 недель) развития человеческого эмбриона характеризуется тем, что все нейроны, вырастающие через плечевое сплетение в направлении к верхней конечности, доходят до мышц в точном соответствии с законом проксимо-дистального развития, с тем ускорением в развитии сгибательных нервов, о котором мы говорили выше. Однако *превалирование сгибания как фрагмента функциональной системы наступает лишь тогда, когда к моторным элементам восьмого сегмента подходят нисходящие пути от ствола мозга* (первичный пучок). С этого момента удельный вес в системе дистальной и проксимальной частей руки радикально изменяется. Схватывание пальцами и сжимание пальцев, хотя и обеспечивается дистальной частью конечности, но тем не менее приобретает ведущее значение в масштабе целой функциональной системы повисания и поддержания тела в подвешенном состоянии.

Итак, мы видим, что момент консолидации раздельно созревающих компонентов функциональной системы представляет собой исключительно важный критический момент, в котором немедленно ведущее значение приобретает центральный компонент системы, придающий ей окончательную физиологическую архитектуру. Исходя из этого значения момента консолидации, мы считаем, что он должен подвергнуться тщательному исследованию для выяснения индивидуальных особенностей различных функциональных систем и порядка вступления в функцию отдельных их компонентов. Прежде всего возникает вопрос: какие части функциональной системы оказываются уже достаточными для консолидации, а какие не могут консолидироваться?

Принцип минимального обеспечения функциональной системы. Эта закономерность, подмеченная нами на примере развития ряда функциональных систем, представляет собой, с нашей точки зрения, огромное достижение эволюции, и, вероятно, в ней выражена одна из самых совершенных форм достижения успеха в борьбе за «норму выживания».

Суть этой закономерности состоит в том, что функциональная система, как она могла бы быть представлена у взрослого животного, появляется не сразу в такой полной форме. Прежде всего объединяются те структурные части отдельных компонентов системы, которые уже созрели к моменту консолидации. Благодаря этому функциональная система, вступив в период консолидации своих компонентов, становится уже в какой-то степени продуктивной задолго до того, как все ее звенья получат

окончательное структурное оформление. В результате этого создается положение, при котором функциональная система приобретает приспособительную роль в жизни новорожденного раньше, чем она полностью и окончательно созреет.

Мы можем напомнить здесь пример с действием кураре на аксолотля. Проведение нервного возбуждения через синапс началось гораздо раньше, чем окончательно созрела молекулярная структура синаптического образования. Можно подметить такой момент, когда кураре начинает уже парализовать жабры и переднюю часть туловища, тем не менее аксолотль плавает с помощью своеобразных движений хвостовой части туловища. Ясно, что здесь ускоренной консолидацией отдельных, вероятно, весьма дробных фрагментов функциональной системы организм избегает риска оказаться неподготовленным в случае внезапного перерыва эмбрионального развития.

Нам удалось некоторое время наблюдать недоношенный плод человека, родившегося весом 560 г. Это во всех отношениях недозревшее существо тем не менее проделывало координированные сосательные движения и высасывало около 10 мл молока. Недоношенный ребенок прожил 42 дня, и за это время мы могли наблюдать определенное совершенствование его функциональной системы сосания.

Ясно, что в данном случае наступила консолидация отдельных компонентов функциональной системы. Какая-то доля центральных клеток объединилась между собой и какая-то часть периферических нервов, имеющих отношение к сосанию, установила функциональную связь с отдельными мышечными волокнами. Однако мы знаем, что этот акт у нормального доношенного ребенка осуществляется с гораздо большей силой и с бóльшим приспособительным эффектом. Следовательно, у наблюдавшегося нами раннего недоноска только какая-то часть возможных связей была установлена к моменту преждевременных родов.

Сопоставляя все полученные нами данные, можно отметить один исключительно интересный случай, который бросается в глаза при оценке принципа минимального обеспечения функциональной системы: консолидация функциональной системы начинается отнюдь не беспорядочно и не так, что сразу созревают все ее компоненты и также сразу все консолидируются. Наоборот, созревает несколько структурных единиц, но так, что *они готовы объединиться в какую-то минимальную, весьма несовершенную, но тем не менее архитектурно полноценную функциональную систему.*

Из всех изученных нами закономерностей, как нам кажется, принцип минимального обеспечения имеет чрезвычайно глубокий биологический смысл, ибо все дальнейшее совершенствование функциональной системы идет с уже функционирующего ядра системы. Благодаря этой закономерности животное имеет возмож-

ность выжить даже в тех условиях, когда оно оказывается вынужденным почему-либо раньше нормального срока начать самостоятельную жизнь. Несмотря на огромную важность этого механизма, разработка его еще только начата. <...>

Анохин П. К. Биология и нейрофизиология рефлекса. — М.: Медицина, 1968. — С. 76—109.

А.Р.ЛУРИЯ

ТРИ ОСНОВНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ БЛОКА МОЗГА

Поскольку психические процессы человека являются сложными функциональными системами, не локализованы в узких, ограниченных участках мозга, а осуществляются при участии сложных комплексов совместно работающих мозговых аппаратов, становится необходимым выяснить, из каких основных функциональных единиц состоит мозг человека и какую роль играет каждая из них в осуществлении сложных форм психической деятельности.

Можно с полным основанием выделить три основных функциональных блока (или три основных аппарата) мозга, участие которых необходимо для осуществления любой психической деятельности. С некоторым приближением к истине их можно обозначить как: 1) блок, обеспечивающий регуляцию тонуса или бодрствования; 2) блок получения, переработки и хранения информации, поступающей из внешнего мира; 3) блок программирования, регуляции и контроля психической деятельности.

Психические процессы человека, в частности различные виды его сознательной деятельности, всегда протекают при участии всех трех блоков, каждый из которых играет свою роль в обеспечении психических процессов, вносит свой вклад в их осуществление.

1
БЛОК РЕГУЛЯЦИИ ТОНУСА И БОДРСТВОВАНИЯ

Для того чтобы обеспечить полноценные психические процессы, необходимо бодрственное состояние человека. Только в условиях оптимального бодрствования человек может наилучшим образом принимать и перерабатывать информацию, вызывать в памяти нужные избирательные системы связей, программировать деятельность, осуществлять контроль за нею, корригируя ошибки и сохраняя ее направленность. Хорошо известно, что в состоянии сна такая четкая регуляция психических процессов невозможна,

ход всплывающих воспоминаний и ассоциаций приобретает неорганизованный характер и направленное выполнение психической деятельности становится недоступным.

О том, что для осуществления организованной, целенаправленной деятельности необходим оптимальный тонус коры, говорил еще И. П. Павлов, писавший, что, если бы мы могли видеть систему возбуждений, распространяющуюся по коре бодрствующего животного (или человека), мы могли бы наблюдать движущееся концентрированное «световое пятно», перемещающееся по коре по мере перехода от одной деятельности к другой и олицетворяющее пункт оптимального возбуждения, без которого невозможно нормальное осуществление деятельности.

В дальнейшем развитие электрофизиологической техники позволило увидеть такое «пятно оптимального возбуждения» на специальном приборе — топоскопе, разработанном М. Н. Ливановым, на котором возможно одновременно регистрировать до 150 пунктов возбуждения коры головного мозга и отражать динамику этих пунктов на телевизионном устройстве. Это позволило наблюдать, как в коре бодрствующего мозга действительно возникает «пятно оптимального возбуждения», как оно продвигается по мозговой коре и как при переходе в сонное состояние это пятно теряет свою подвижность, становится инертным и, наконец, угасает.

И. П. Павлову принадлежит заслуга не только в том, что он указал на необходимость возникновения такого оптимального состояния мозговой коры для осуществления каждой организованной деятельности, но и в том, что им были установлены те основные нейродинамические законы, которыми характеризуется такое оптимальное состояние коры. Как было показано его исследованиями, процессы возбуждения, протекающие в бодрствующей коре, подчиняются закону силы, согласно которому каждое сильное (или биологически значимое) раздражение вызывает сильную, а каждое слабое раздражение — слабую реакцию. И. П. Павловым было показано также, что в этих случаях нервные процессы характеризуются известной концентрированностью, уравновешенностью возбуждения и торможения, наконец, высокой подвижностью, позволяющей с легкостью переходить от одной деятельности к другой.

Именно эти черты оптимальной нейродинамики исчезают в просоночном или сонном состоянии, при котором тонус коры снижается. В тормозных, или «фазовых», состояниях «закон силы» нарушается, вследствие чего слабые раздражители либо уравниваются с сильными по интенсивности вызываемых ими ответов («уравнительная фаза»), либо даже превосходят их, вызывая более интенсивные реакции, чем те, которые вызываются сильными раздражителями («парадоксальная фаза»), либо вообще перестают вызывать какие бы то ни было ответы («ультрапарадоксаль-

ная фаза»). Известно далее, что в состоянии сниженного тонуса коры нарушаются нормальное соотношение возбудительных и тормозных процессов и та подвижность нервной системы, которая необходима для протекания каждой нормальной психической деятельности. Все это показывает, какую решающую роль играет сохранение оптимального тонуса коры для организованного протекания психической деятельности.

Возникает, однако, вопрос: какие аппараты мозга обеспечивают сохранение этого тонуса коры?

Одним из наиболее важных открытий было установление того факта, что аппараты, обеспечивающие и регулирующие тонус коры, находятся не в самой коре, а в лежащих ниже стволовых и подкорковых отделах мозга и что эти аппараты находятся в двойных отношениях с корой, тонизируя ее и испытывая ее регулирующее влияние.

В 1949 г. Г. Мэгун и Г. Моруцци обнаружили, что в стволовых отделах головного мозга находится особое нервное образование, по своему морфологическому строению и по своим функциональным свойствам приспособленное к тому, чтобы градуально (а не по принципу «все или ничего») регулировать состояние мозговой коры, изменяя ее тонус и обеспечивая ее бодрствование. Поскольку оно построено по типу нервной сети, в которую вкраплены тела нервных клеток, соединяющихся друг с другом короткими отростками, оно было названо ретикулярной формацией (reticulum — сеть). Она-то и модулирует состояние нервного аппарата.

Одни из волокон этой ретикулярной формации (РФ) направляются вверх, оканчиваясь в конечном итоге в новой коре. Это восходящая ретикулярная система, играющая решающую роль в активации коры и регуляции ее активности. Другие волокна идут в обратном направлении: начинаясь в новой и древней коре, направляются к расположенным ниже образованиям мозга. Это нисходящая ретикулярная система. Она ставит нижележащие образования под контроль тех программ, которые возникают в коре головного мозга и выполнение которых нуждается в модификации и модуляции состояний бодрствования.

Оба эти раздела РФ составляют единую систему, единый саморегулирующийся аппарат, который обеспечивает изменение тонуса коры, но вместе с тем сам находится под ее влиянием, изменяясь и модифицируясь под регулирующим влиянием происходящих в ней изменений.

Описание РФ явилось открытием первого функционального мозгового блока, обеспечивающего регуляцию тонуса коры и состояний бодрствования, позволяющего регулировать эти состояния соответственно поставленным перед человеком задачам. Исследование его действия показало, что этот блок вызывает реакцию пробуждения (arousal), повышает возбудимость, обостряет

чувствительность и оказывает тем самым общее активирующее влияние на кору головного мозга. Поражение входящих в него структур приводит к резкому снижению тонуса коры, к появлению состояния сна, а иногда и к коматозному состоянию. Вместе с тем было обнаружено, что раздражение других ядер РФ (тормозящих) вело к возникновению характерных для сна изменений в электрической активности коры и к развитию сна.

* * *

Активирующая РФ, являющаяся важнейшей частью первого функционального блока мозга, с самого начала была названа неспецифической. Это коренным образом отличало ее от подавляющего числа специфических (сенсорных и двигательных) систем мозговой коры. Считалось, что ее активирующее и тормозное действие равномерно затрагивают все сенсорные и все двигательные функции организма и что ее функцией является лишь регуляция состояний сна и бодрствования, т.е. неспецифического фона, на котором протекают самые различные виды деятельности.

Это утверждение нельзя, однако, признать полностью правильным. Как показали дальнейшие наблюдения, РФ имеет определенные черты дифференцированности или «специфичности» как по своим анатомическим характеристикам, так и по своим источникам и по формам проявления. Только эта дифференцированность («специфичность») не имеет ничего общего с «модальностью» основных органов чувств (или анализаторов) и носит, как показал ряд авторов, своеобразный характер.

Остановимся на этой дифференцированности источников активации, составляющей основную функцию РФ, и на ее дифференцированной топографической организации.

Известно, что нервная система всегда находится в состоянии некоторого тонуса активности и что сохранение его связано со всякой жизнедеятельностью. Однако существуют ситуации, в которых обычный тонус недостаточен и должен быть повышен. Эти ситуации и являются основными источниками активации нервной системы. Можно выделить, по крайней мере, три основных источника этой активации, причем действие каждого из них передается при посредстве активирующей РФ и, что существенно, при помощи ее различных частей. В этом и состоит дифференцированность или специфичность функциональной организации этой «неспецифической» активирующей системы.

Первый из этих источников — обменные процессы организма, или, как иногда выражаются, его «внутреннее хозяйство». Эти процессы, приводящие к сохранению внутреннего равновесия организма (гомеостазиса), в их наиболее простых формах связаны с дыхательными, пищеварительными процессами, с сахарным и белковым обменом, с внутренней секрецией и т.д. Все они регу-

лируются главным образом аппаратами гипоталамуса. Тесно связанная с гипоталамусом РФ продолговатого и среднего мозга также играет значительную роль в этой наиболее простой («витальной») форме активации.

Более сложные формы этого вида активации связаны с обменными процессами, организованными в определенные врожденные системы поведения (системы инстинктивного, или безусловно-рефлекторного, пищевого и полового поведения).

Общим для обоих этих видов активации является то, что их источник — обменные (и гуморальные) процессы, протекающие в организме. Различия же их заключаются в неодинаковом по сложности уровне организации и в том факте, что если первые процессы, наиболее элементарные, вызывают лишь примитивные автоматические реакции, связанные с недостатком кислорода или выделением запасных веществ из их органических депо и при голодании, то вторые организованы в сложные поведенческие системы, в результате действия которых удовлетворяются соответствующие потребности и восстанавливается равновесие «внутреннего хозяйства организма».

Естественно, что для того чтобы вызвать сложные инстинктивные формы поведения, необходима весьма избирательная и специфическая активация. Биологически специфичные формы пищевой или половой активации обеспечиваются более высокорасположенными ядрами мезэнцефальной, диэнцефальной и лимбической РФ. В этих образованиях мозгового ствола и древней коры имеются высокоспецифические ядра РФ, раздражение которых приводит либо к активации, либо к блокированию различных сложных форм инстинктивного поведения.

Второй источник активации имеет совсем иное происхождение. Он связан с поступлением в организм раздражителей из внешнего мира и приводит к возникновению совершенно иных форм активации, проявляющихся в виде ориентировочного рефлекса.

Человек живет в мире постоянно доходящей до него информации, и потребность в этой информации иногда оказывается у него не меньшей, чем потребность в органическом обмене веществ. Лишенный постоянного притока информации, что имеет место в редких случаях выключения всех воспринимающих органов, он впадает в сон, из которого его может вывести только постоянно поступающая информация. Нормальный человек переносит ограничение в контакте с внешним миром очень тяжело. Как это наблюдал Д. Хэбб, достаточно было поместить испытуемых в условия резкого ограничения притока возбуждений, чтобы их состояние становилось трудно переносимым и чтобы у них возникали галлюцинации, которые в какой-то мере компенсировали ограниченный приток информации. Совершенно естественно поэтому, что в аппарате головного мозга, и в частности в аппаратах

РФ, имеются специальные механизмы, обеспечивающие тоническую форму активации, источником которой является приток возбуждений из органов чувств, обладающий в известной мере не меньшей интенсивностью, чем первый, указанный выше источник активации.

Однако эта тоническая форма активации, связанная с работой органов чувств, является лишь наиболее элементарным источником активации описываемого типа. Поскольку человек живет в условиях постоянно меняющейся среды, эти изменения — иногда неожиданные для него — требуют известного обостренного состояния бодрствования. Такое обостренное бодрствование должно сопровождать всякое изменение в окружающих условиях, всякое появление неожиданного (а иногда и ожидаемого) изменения условий. Оно должно проявляться в мобилизации организма к возможным неожиданностям, и именно это лежит в основе особого вида активности, который И. П. Павлов называл ориентировочным рефлексом и который, не будучи обязательно связанным с основными биологическими формами инстинктивных процессов (пищевым, половым и т. д.), является важнейшей основой познавательной деятельности.

Одним из наиболее важных открытий последних десятилетий было обнаружение связи ориентировочного рефлекса, или реакции пробуждения (активации), с работой РФ мозга.

Как показали исследования, ориентировочный рефлекс и реакция активации представляют собой сложное, комплексное явление. Описаны тоническая и генерализованная формы этой реакции, с одной стороны, и фазическая и локальная ее формы — с другой.

Те и другие связаны с различными структурами в пределах РФ: тоническая и генерализованная формы — с нижними, фазическая и локальная — с верхними отделами ствола, и прежде всего с неспецифической таламической системой.

Как показали микроэлектродные исследования, неспецифические ядра таламуса, а также хвостатого тела и гиппокампа функционально тесно связаны с системой ориентировочного рефлекса.

Каждая реакция на новизну требует прежде всего сличения нового раздражителя с системой старых, уже ранее появлявшихся раздражителей. Только такая «компарация» позволит установить, является ли данный раздражитель действительно новым и должен ли он вызывать ориентировочный рефлекс или же он является старым и появление его не требует специальной мобилизации организма. Только такой механизм может обеспечивать процесс «привыкания», когда многократно повторяющийся раздражитель теряет свою новизну и необходимость специальной мобилизации организма при его появлении исчезает. В этом звене механизм ориентировочного рефлекса тесно связан, следовательно, с

механизмами памяти, и именно связь данных процессов и обеспечивает ту «компарацию» сигналов, которая является одним из важнейших условий этого вида активации. Важнейшим открытием последних лет и было указание на то, что значительная часть нейронов гиппокампа и хвостатого тела, не имеющих модально-специфических функций, осуществляет функцию «компарации» сигналов, реагируя на появление новых раздражителей и выключая активность в условиях привыкания к ним.

Активирующая и тормозящая (иначе говоря, модулирующая) функции нейронов гиппокампа и хвостатого тела оказались, как стало ясно в последние годы, важнейшим источником регуляции тонических состояний мозговой коры, которые связаны с наиболее сложными видами ориентировочного рефлекса, на этот раз носящими уже не врожденный, а более сложный, прижизненно возникающий или условно-рефлекторный характер.

Остановимся в кратких чертах на третьем источнике активации, в котором первый функциональный блок мозга принимает интимное участие, хотя и не исчерпывает всех частей мозгового аппарата, обеспечивающих его организацию.

Таким третьим источником активации человека служат планы, перспективы и программы, которые формируются в процессе сознательной жизни людей; они социальны по своему происхождению и осуществляются при ближайшем участии сначала внешней, а потом и внутренней речи. Всякий сформулированный в речи замысел вызывает целую программу действий, направленных к достижению этой цели. Всякое достижение ее прекращает активность, в то время как обратное ведет к дальнейшей мобилизации усилий. Было бы неправильно считать возникновение таких намерений и формулировку целей чисто интеллектуальным актом. Осуществление замысла, достижение цели требуют известной энергии и могут быть обеспечены лишь при наличии достаточного уровня активности. Мозговой аппарат, лежащий в основе этой активности (наиболее существенной для понимания сознательного поведения человека), оставался долгое время неизвестным, и только в последние годы был сделан существенный шаг к его выявлению. Относящиеся к этому вопросу наблюдения заставляют отвергнуть старые предположения о том, что источник указанной активности следует искать только во внутрикортикальных связях. Они убедительно показывают, что в поисках механизмов этих наиболее высоких форм организации активности следует сохранить вертикальный принцип строения функциональных систем мозга, т. е. обратиться к тем связям, которые существуют между высшими отделами коры и нижележащей РФ.

Надо отметить, что нисходящие аппараты РФ исследованы значительно меньше, чем ее восходящие связи. Однако благодаря целой серии работ выяснено, что посредством кортико-ретику-

лярных путей раздражение отдельных участков коры может вызывать генерализованную реакцию пробуждения, оказывать облегчающее влияние на специальные рефлексы, изменять возбудимость мышц, понижать пороги различительной чувствительности и обусловливать ряд других изменений.

Таким образом, с достаточной надежностью установлено, что наряду со специфическими сенсорными и двигательными функциями кора головного мозга осуществляет и неспецифические активирующие функции, что каждое специфическое афферентное или эфферентное волокно сопровождается волокном неспецифической активирующей системы и что раздражением определенных участков коры можно вызвать как активирующие, так и тормозящие влияния на нижележащие нервные образования. Выяснилось далее, что нисходящие волокна активирующей (и тормозящей) РФ имеют достаточно дифференцированную корковую организацию, и если наиболее специфические пучки этих волокон (повышающих или понижающих тонус сенсорных или двигательных аппаратов) исходят из первичных (и частично вторичных) зон коры, то более общие активирующие влияния на РФ ствола исходят прежде всего из лобных отделов коры. Эти нисходящие волокна, идущие от префронтальной коры к ядрам зрительного бугра и нижележащих стволовых образований, и являются тем аппаратом, посредством которого высшие отделы мозговой коры, непосредственно участвующие в формировании намерений и планов, вовлекают в это и нижележащие аппараты РФ таламуса и ствола, тем самым модулируя их работу и обеспечивая наиболее сложные формы сознательной деятельности.

Все это показывает, что аппараты первого функционального блока не только тонизируют кору, но и сами испытывают ее дифференцирующее влияние и что первый функциональный блок мозга работает в тесной связи с высшими отделами коры.

2

БЛОК ПРИЕМА, ПЕРЕРАБОТКИ И ХРАНЕНИЯ ИНФОРМАЦИИ

Как было сказано, первый функциональный блок построен по типу «неспецифической» нервной сети, которая осуществляет свою функцию постепенного, градуального изменения состояний и не имеет прямого отношения ни к приему и переработке информации, ни к выработке содержательных намерений, планов и программ поведения. Во всем этом данный блок мозга (расположенный в основном в пределах мозгового ствола, образований межуточного мозга и медиальных отделов коры) существенно отлича-

ется от аппаратов второго функционального блока мозга, несущего основную функцию приема, переработки и хранения информации.

Этот блок расположен в конвекситальных (наружных) отделах новой коры (неокортекса) и занимает ее задние отделы, включая в свой состав аппараты зрительной (затылочной), слуховой (височной) и общечувствительной (теменной) области. По своему гистологическому строению он состоит не из сплошной нервной сети, а из изолированных нейронов, которые составляют толщу мозговой коры, располагаясь в шести слоях, и в отличие от аппаратов первого блока работают не по принципу градуальных изменений, а по закону «все или ничего», принимая отдельные импульсы и передавая их на другие группы нейронов.

По своим функциональным особенностям аппараты этого блока приспособлены к приему раздражителей, доходящих до головного мозга от периферических рецепторов, к дроблению их на огромное число составляющих элементов (анализу на мельчайшие составляющие детали) и к их комбинации в нужные динамические функциональные структуры (к образованию целых функциональных систем).

Этот блок состоит из частей, обладающих высокой модальной специфичностью. Входящие в его состав части приспособлены к тому, чтобы принимать зрительную, слуховую, вестибулярную или общечувствительную информацию. В этот блок включаются также центральные аппараты вкусовой и обонятельной рецепции, хотя у человека они настолько оттесняются центральным представительством высших экстероцептивных, дистантных анализаторов, что занимают в пределах коры головного мозга очень незначительное место.

Основу этого блока образуют первичные, или проекционные, зоны коры, состоящие главным образом из нейронов 4-го афферентного слоя, значительная часть которых обладает высочайшей специфичностью. Так, например, нейроны зрительных аппаратов коры реагируют только на узкоспециальные свойства зрительных раздражителей (одни — на оттенки цвета, другие — на характер линий, третьи — на направление движения и т.п.).

Естественно, что такие высочайшие по своей дифференцированности нейроны сохраняют строгую модальную специфичность и в первичной затылочной коре нельзя найти клеток, которые реагировали бы на звук, так же как и в первичной височной коре мы не обнаружили клеток, которые реагировали бы на зрительные раздражители.

Следует, однако, отметить, что первичные зоны отдельных областей коры, входящих в состав этого блока, включают в свой состав и клетки мультимодального характера, реагирующие на несколько видов раздражителей, равно как и клетки, не реагирующие на какой-либо модально-специфический тип раздражителей

и, по-видимому, сохраняющие свойства неспецифического поддержания тонуса. Однако эти клетки составляют лишь очень небольшую часть всего нейронного состава первичных зон коры (по некоторым данным, не превышают 4 % общего состава всех клеток).

Первичные, или проекционные, зоны коры названного блока мозга составляют основу его работы. Они окружены надстроенными над ними аппаратами вторичных (или гностических) зон коры, в которых 4-й афферентный слой уступает ведущее место 2-му и 3-му слоям клеток, не имеющим столь выраженной модальной специфичности. Эти слои в значительно большей степени включают в свой состав ассоциативные нейроны с короткими аксонами, позволяющие комбинировать поступающие возбуждения в те или иные функциональные узоры и осуществляющие, таким образом, синтетическую функцию.

Подобное иерархическое строение в одинаковой степени свойственно всем областям коры, включенным во второй блок мозга.

В зрительной (затылочной) коре — над первичными зрительными зонами (17-е поле Бродмана) надстроены вторичные зрительные поля (18-е и 19-е поля Бродмана), которые, превращая соматотопическую проекцию отдельных участков сетчатки в ее функциональную организацию, сохраняют свою модальную (зрительную) специфичность, но работают в качестве аппарата, организующего зрительные возбуждения, поступающие в первичные зрительные поля.

Слуховая (височная) кора сохраняет тот же принцип построения. Ее первичные (проекционные) зоны скрыты в глубине височной коры в поперечных извилинах Гешля и представлены 41-м полем Бродмана, нейроны которого имеют высокую модальную специфичность, реагируя только на высокодифференцированные свойства звуковых раздражителей. Как и первичное зрительное поле, эти первичные отделы слуховой коры имеют четкое топографическое строение. Ряд авторов полагает, что волокна, несущие возбуждение от тех отделов кортиева органа, которые реагируют на высокие тоны, располагаются во внутренних (медиальных), а волокна, реагирующие на низкие тоны, — в наружных (латеральных) отделах извилины Гешля. Отличие в построении первичных (проекционных) зон слуховой коры состоит лишь в том, что если в проекционных отделах зрительной коры правые поля зрения обоих глаз представлены только в зонах левого, а левые поля зрения обоих глаз — в тех же зонах правого полушария, то аппараты кортиева органа представлены в проекционных зонах слуховой коры обоих полушарий, хотя преимущественно контрлатеральный характер этого представительства сохраняется.

Над аппаратами первичной слуховой коры надстроены аппараты вторичной слуховой коры, расположенные во внешних (кон-

векситальных) отделах височной области (22-е и частично 21-е поля Бродмана) и также состоящие преимущественно из мощно развитого 2-го и 3-го слоев клеток. Так же как это имеет место в аппаратах зрительной коры, они превращают соматотопическую проекцию слуховых импульсов в функциональную организацию.

Наконец, та же принципиальная функциональная организация сохраняется и в общечувствительной (теменной) коре. Основой и здесь являются первичные или проекционные зоны (3-е, 1-е и 2-е поля Бродмана), толща которых также преимущественно состоит из обладающих высокой модальной специфичностью нейронов 4-го слоя, а топография отличается четкой соматотопической проекцией отдельных сегментов тела, в силу чего раздражение верхних участков этой зоны вызывает появление кожных ощущений в нижних конечностях, средних участков — в верхних конечностях контрлатеральной стороны, а раздражение пунктов нижнего пояса этой зоны — соответствующие ощущения в контрлатеральных отделах лица, губ и языка.

Над этими первичными зонами общечувствительной (теменной) коры надстраиваются ее вторичные зоны (5-е и частично 40-е поле Бродмана), так же как и вторичные зоны зрительного и слухового анализаторов, состоящие преимущественно из нейронов 2-го и 3-го (ассоциативных) слоев, вследствие чего их раздражение приводит к возникновению более комплексных форм кожной и кинестетической чувствительности.

Таким образом, основные, модально-специфические зоны второго блока мозга построены по единому принципу иерархической организации, который одинаково сохраняется во всех этих зонах. Каждая из них должна рассматриваться как центральный, корковый аппарат того или иного модально-специфического анализатора. Все они приспособлены для того, чтобы служить аппаратом приема, переработки и хранения поступающей из внешнего мира информации, или, иначе говоря, мозговыми механизмами модально-специфических форм познавательных процессов.

Однако познавательная деятельность человека никогда не протекает, опираясь лишь на одну изолированную модальность (зрение, слух, осязание). Любое предметное восприятие и тем более представление системно, оно является результатом полимодальной деятельности, которая носит сначала развернутый, а затем свернутый характер. Поэтому совершенно естественно, что она должна опираться на совместную работу целой системы зон коры головного мозга.

Функцию обеспечения такой совместной работы целой группы анализаторов несут третичные зоны второго блока: зоны перекрытия корковых отделов различных анализаторов, расположенные на границе затылочной, височной и заднецентральной коры. Их основная часть — образования нижнетеменной области, кото-

рая у человека развилась настолько, что составляет едва ли не четвертую часть всех образований описываемого блока. Именно это дает основание считать третичные зоны (или как их обозначал П. Флексиг, «задний ассоциативный центр») специфически человеческими образованиями.

Эти третичные зоны задних отделов мозга состоят преимущественно из клеток 2-го и 3-го (ассоциативных) слоев коры и, следовательно, почти нацело осуществляют функцию интеграции возбуждений, приходящих из разных анализаторов. Есть основания думать, что подавляющее большинство нейронов этих зон имеют мультимодальный характер и, по некоторым данным, реагируют на такие обобщенные признаки (например, на признаки пространственного расположения или количества элементов), на которые не могут реагировать нейроны первичных и даже вторичных зон коры.

На основании анализа психологических экспериментов и клинических данных показано, что основная роль этих зон связана с пространственной организацией притекающих в различные сферы возбуждений, в превращении последовательно поступающих (сукцессивных) сигналов в одновременно обозримые (симультанные) группы, что только и может обеспечивать тот синтетический характер восприятия, о котором в свое время упоминал еще И. М. Сеченов.

Такая работа третичных зон задних отделов коры необходима не только для успешного синтеза доходящей до человека наглядной информации, но и для перехода от непосредственных, наглядных синтезов к уровню символических процессов — для операций значениями слов, сложными грамматическими и логическими структурами, системами чисел и отвлеченных соотношений. Именно в силу этого третичные зоны задних отделов коры являются аппаратами, участие которых необходимо для превращения наглядного восприятия в отвлеченное мышление, всегда протекающее в известных внутренних схемах, и для сохранения в памяти материала организованного опыта, иначе говоря — не только для получения и кодирования (переработки), но и для хранения полученной информации.

Все это и дает основание обозначить весь этот функциональный блок мозга как блок получения, переработки и хранения информации. Можно выделить три основных закона, по которым построена работа отдельных частей коры, входящих в состав этого мозгового блока.

Первый из них — закон иерархического строения входящих в состав этого блока корковых зон. Соотношение первичных, вторичных и третичных зон коры, осуществляющих все более сложные синтезы доходящей до человека информации, является иллюстрацией этого закона. Следует, однако, отметить, что отно-

шения этих зон коры не остаются одинаковыми, а изменяются в процессе онтогенетического развития. У маленького ребенка для формирования успешной работы вторичных зон необходима сохранность первичных, которые являются их основой, а для формирования работы третичных зон — достаточная сформированность вторичных (гностических) зон коры, обеспечивающих нужный материал для создания больших познавательных синтезов. Поэтому нарушение низших зон соответствующих типов коры в раннем возрасте неизбежно приводит к недоразвитию более высоких и, следовательно, как это формулировал Л. С. Выготский, основная линия взаимодействия этих зон направлена «снизу вверх».

Наоборот, у взрослого человека с его полностью сложившимися высшими психическими функциями ведущее место переходит к высшим зонам коры. Воспринимая окружающий мир, взрослый человек организует (кодирует) свои впечатления в известные логические системы. Поэтому наиболее высокие (третичные) зоны коры начинают управлять работой подчиненных им вторичных зон, а при поражении последние оказывают на их работу компенсирующее влияние. Такое взаимоотношение основных иерархически построенных зон коры в зрелом возрасте дало основание Л. С. Выготскому заключить, что на позднем этапе онтогенеза основная линия их взаимодействия направлена «сверху вниз» и что в работе коры головного мозга у взрослого человека обнаруживается не столько зависимость высших зон от низших, сколько обратная зависимость — низших (модально-специфических) зон от высших.

Второй закон работы этого функционального блока можно формулировать как закон убывающей специфичности иерархически построенных зон коры, входящих в его состав.

Первичные зоны обладают максимальной модальной специфичностью. Это присуще первичным зонам и зрительной (затылочной), и слуховой (височной), и общечувствительной (заднецентральной) коры. Наличие в их составе огромного числа нейронов с высокодифференцированной, модально-специфической функцией подтверждает это положение.

Вторичные зоны коры (с преобладанием у них верхних слоев ее с их ассоциативными нейронами) обладают модальной специфичностью в значительно меньшей степени. Сохраняя свое непосредственное отношение к корковым отделам соответствующих анализаторов, эти зоны (которые Г. И. Поляков предпочитает называть проекционно-ассоциационными) сохраняют свои модально-специфические гностические функции, интегрируя в одних случаях зрительную (вторичные затылочные зоны), в других случаях — слуховую (вторичные височные зоны), в третьих случаях — тактильную информацию (вторичные теменные зоны). Однако ведущая роль этих зон, характеризующихся преобладанием мультимодальных нейронов и нейронов с короткими аксонами, в превращении

соматотопической проекции в функциональную организацию поступающей информации указывает на меньшую специализированность их клеток, и, следовательно, переход к ним знаменует существенный шаг на пути убывающей модальной специфичности.

Еще меньше модальная специфичность третичных зон описываемого блока, обозначаемых как зоны перекрытия корковых отделов различных анализаторов; эти зоны осуществляют симультанные (пространственные) синтезы, что делает практически почти невозможным говорить о том, какой модально-специфический (зрительный или тактильный) характер они имеют. В еще меньшей степени это можно относить к высшим, символическим уровням работы третичных зон, в которых их функция в известной мере приобретает надмодальный характер.

Таким образом, закон убывающей специфичности является другой стороной закона иерархического строения зон коры, входящих в состав второго блока и обеспечивающих переход от дробного отражения частных модально-специфических признаков к синтетическому отражению более общих и отвлеченных схем воспринимаемого мира.

И. П. Павлов утверждал, что проекционные зоны коры по своему строению являются наиболее высокодифференцированными, в то время как окружающие их зоны представляют собой рассеянную периферию, выполняющую те же функции, но с меньшей четкостью. То, что первичные зоны коры представляют собой аппараты с высочайшей модальной специфичностью, не вызывает сомнений. Однако вряд ли можно согласиться с тем, что окружающие вторичные и третичные зоны можно расценивать лишь как «рассеянную периферию», сохраняющую те же функции, но лишь в менее совершенном виде.

Закономерным следует считать положение, что вторичные и третичные зоны коры (с преобладанием у них мультимодальных и ассоциативных нейронов и при отсутствии прямой связи с периферией) обладают не менее совершенными (низшими), а более совершенными (высшими) функциональными особенностями, чем первичные зоны коры, и что, несмотря на убывающую специфичность (а может быть, как раз в силу этого), они способны играть организующую, интегрирующую роль в работе более специфических зон, приобретая ключевое значение в организации функциональных систем, необходимых для осуществления сложных познавательных процессов.

Без учета этого принципа все клинические факты функциональных нарушений, возникающих при локальных поражениях мозга, остаются непонятными.

Третий, основной закон, которому подчиняется работа описываемого (второго) функционального блока (как, впрочем, и коры головного мозга в целом), можно обозначить как закон про-

грессивной латерализации функций, вступающих в действие по мере перехода от первичных зон мозговой коры к вторичным и затем третичным зонам.

Известно, что первичные зоны обоих полушарий мозговой коры, построенных по принципу соматотопической проекции, равноценны. Каждая из них является проекцией контрлатеральных (расположенных на противоположной стороне) воспринимающих поверхностей, и ни о каком доминировании первичных зон какого-либо одного из полушарий говорить нельзя.

Иначе обстоит дело при переходе к вторичным, а затем и третичным зонам, где возникает известная латерализация функций, не имеющая места у животных, но характерная для функциональной организации человеческого мозга. Левое полушарие (у правшей) становится доминантным. Именно оно начинает осуществлять речевые функции, в то время как правое полушарие, не связанное с деятельностью правой руки и речью, остается субдоминантным. Мало того, это левое полушарие начинает играть существенную роль не только в мозговой организации речевых процессов, но и в мозговой организации всех связанных с речью высших форм психической деятельности — организованного в логические схемы восприятия, активной вербальной памяти, логического мышления (в то время как правое, субдоминантное, полушарие либо играет в мозговой организации этих процессов подчиненную роль, либо вообще не участвует в их обеспечении).

В итоге латерализации высших функций в коре головного мозга функции вторичных и третичных зон левого (ведущего) полушария у взрослого человека значительно отличаются от функций вторичных и третичных зон правого (субдоминантного) полушария, вследствие чего при локальных поражениях мозга подавляющее число симптомов нарушения высших психических процессов возникает при поражениях вторичных и третичных зон доминантного (левого) полушария. Эта ведущая роль левого (доминантного) полушария (как и общий принцип прогрессивной латерализации функций) резко отличает организацию человеческого мозга от мозга животных, поведение которых не связано с речевой деятельностью.

Следует, однако, учитывать, что абсолютная доминантность одного (левого) полушария встречается далеко не всегда и закон латерализации носит лишь относительный характер. По данным последних исследований, лишь одна четверть всех людей являются полностью правшами, причем только несколько больше одной трети проявляет выраженное преобладание левого полушария, в то время как остальные отличаются относительно слабо выраженным преобладанием левого полушария, а в одной десятой всех случаев преобладание левого полушария вообще отсутствует.

3

БЛОК ПРОГРАММИРОВАНИЯ, РЕГУЛЯЦИИ И КОНТРОЛЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Прием, переработка и хранение информации составляют только одну сторону сознательной жизни человека. Ее другая сторона — организация активной, сознательной, целенаправленной деятельности. Она обеспечивается третьим функциональным блоком мозга — блоком программирования, регуляции и контроля.

Человек не только пассивно реагирует на доходящие до него сигналы. Он создает замыслы, формирует планы и программы своих действий, следит за их выполнением, регулирует свое поведение, приводя его в соответствие с планами и программами; контролирует свою сознательную деятельность, сличая эффект действий с исходными намерениями и корригируя допущенные ошибки.

Все эти процессы требуют иных мозговых аппаратов, чем описанные выше, и если даже в простых рефлекторных актах наряду с их афферентной стороной существуют как эффекторная сторона, так и аппараты обратной связи, служащие контрольным сервомеханизмом, то тем более такие специальные нервные образования необходимы в работе головного мозга, регулирующего сложную сознательную деятельность. Этим задачам и служат аппараты третьего блока головного мозга, расположенные в передних отделах больших полушарий — кпереди от передней центральной извилины. Выходными воротами этого блока служит двигательная зона коры (4-е поле Бродмана), 5-й слой которой содержит гигантские пирамидные клетки Беца. Волокна от них идут к двигательным ядрам спинного мозга, а оттуда к мышцам, составляя части большого пирамидного пути. Эта зона коры имеет проекционный характер и топографически построена так, что в ее верхних отделах берут начало волокна, идущие к нижним, в средних отделах — к верхним конечностям противоположной стороны, в нижних отделах — волокна, идущие к мышцам лица, губ, языка. Максимальное представительство в этой зоне имеют органы, особо значимые и нуждающиеся в наиболее тонкой регуляции.

Проекционная двигательная кора не может, однако, функционировать изолированно. Все движения человека в той или иной степени нуждаются в известном тоническом фоне, который обеспечивается базальными двигательными узлами и волокнами экстрапирамидной системы.

Первичная (проекционная) двигательная кора является, как уже сказано, выходными воротами двигательных импульсов («передними рогами головного мозга», как назвал их Н. А. Бернштейн). Естественно, что двигательный состав импульсов, посылаемых на периферию, должен быть хорошо подготовлен, включен в извест-

ные программы, и только после такой подготовки импульсы, направленные через переднюю центральную извилину, могут обеспечить нужные целесообразные движения. Такая подготовка двигательных импульсов не может быть выполнена самими пирамидными клетками. Она должна быть обеспечена как в аппарате передней центральной извилины, так и в аппаратах надстроенных над нею вторичных зон двигательной коры, которые готовят двигательные программы, лишь затем передающиеся на гигантские пирамидные клетки.

В пределах самой передней центральной извилины таким аппаратом, участвующим в подготовке двигательных программ для передачи их на гигантские пирамидные клетки, являются верхние слои коры и внеклеточное серое вещество, составленное из элементов дендритов и глии. Отношение массы этого внеклеточного серого вещества к массе клеток передней центральной извилины резко возрастает по мере эволюции, так что величина его у человека вдвое больше, чем у высших, и почти в пять раз больше, чем у низших обезьян. Это означает, что по мере перехода к высшим ступеням эволюционной лестницы и особенно по мере перехода к человеку двигательные импульсы, генерируемые гигантскими пирамидными клетками Беца, должны становиться все более управляемыми, и именно эта управляемость обеспечивается мощно возрастающими аппаратами внеклеточного серого вещества, состоящего из дендритов и глии.

Передняя центральная извилина является, однако, лишь проекционной зоной, исполнительным аппаратом мозговой коры. Решающее значение в подготовке двигательных импульсов имеют надстроенные над ней вторичные и третичные зоны, так же подчиняющиеся принципам иерархического строения и убывающей специфичности, как и организация блока приема, переработки и хранения информации. Но ее основное отличие от второго (афферентного) блока заключается в том, что процессы здесь идут в нисходящем направлении, начинаясь с наиболее высоких — третичных и вторичных зон, где формируются двигательные планы и программы, и лишь затем переходя к аппаратам первичной двигательной зоны, которая посылает подготовленные двигательные импульсы на периферию.

Следующая черта, отличающая работу третьего (эфферентного) блока коры от работы ее второго (афферентного) блока, заключается в том, что этот блок сам не содержит набора модально-специфических зон, представляющих отдельные анализаторы, а состоит целиком из аппаратов эфферентного (двигательного) типа и сам находится под постоянным влиянием аппаратов афферентного блока. Роль основной зоны блока играют премоторные отделы лобной области. Морфологически они сохраняют тот же тип «вертикальной» исчерченности, который характерен для вся-

кой двигательной коры, но отличается несравненно большим развитием верхних слоев коры — слоев малых пирамид. Раздражение этих отделов коры вызывает не соматотопически ограниченные вздрагивания отдельных мышц, а целые комплексы движений, имеющих системно организованный характер (повороты глаз, головы и всего тела, хватательные движения рук), что уже само по себе указывает на интегративную роль этих зон коры в организации движений.

Следует отметить также, что если раздражение передней центральной извилины вызывает ограниченное возбуждение, распространяющееся лишь на близлежащие точки, то раздражение премоторных отделов коры распространяется на достаточно отдаленные участки, включающие и постцентральные зоны, и, наоборот, сами участки премоторных зон возбуждаются под влиянием раздражения далеко расположенных от них участков афферентных отделов коры.

Все эти факты дают полное основание отнести премоторные зоны к вторичным отделам коры и высказать предположение, что они осуществляют в отношении движений такую же организующую функцию, какую выполняют вторичные зоны задних отделов коры, превращающие соматотопическую проекцию в функциональную организацию.

Наиболее существенной частью третьего функционального блока мозга являются, однако, лобные доли, или, если выражаться точнее, префронтальные отделы мозга, которые вследствие отсутствия в их составе пирамидных клеток иногда называются гранулярной лобной корой. Именно эти разделы мозга, относясь к третичным зонам коры, играют решающую роль в формировании намерений и программ, в регуляции и контроле наиболее сложных форм поведения человека. Они целиком состоят из мелких, зернистых клеток верхних слоев коры, обладающих лишь короткими аксонами и несущих, таким образом, ассоциативные функции.

Особенностью данной области мозга является ее богатейшая система связей как с нижележащими отделами мозга (медиальными ядрами, подушкой зрительного бугра и другими образованиями) и соответствующими отделами РФ, так и со всеми остальными отделами коры. Эти связи носят двусторонний характер и делают префронтальные отделы коры образованиями, находящимися в особенно выгодном положении как для приема и синтеза сложнейшей системы афферентаций, идущих от всех отделов мозга, так и для организации эфферентных импульсов, позволяющих оказывать регулирующие воздействия на все эти структуры.

Решающее значение имеет тот факт, что лобные доли мозга, и в частности их медиальные и базальные отделы, обладают особенно мощными пучками восходящих и нисходящих связей с РФ и получают мощные импульсы от систем первого функциональ-

ного блока, «заряжаясь» от него соответствующим энергетическим тонусом. Вместе с тем они могут оказывать особенно мощное модулирующее влияние на РФ, придавая ее активирующим импульсам известный дифференцированный характер и приводя их в соответствие с динамическими схемами поведения, которые непосредственно формируются в лобной коре мозга.

Наличие как тормозящих, так и активирующих и модулирующих влияний, которые лобные доли оказывают на аппараты РФ первого блока, доказано многочисленными электрофизиологическими экспериментами, а также с помощью условно-рефлекторных методик (в экспериментах с животными), результаты которых резко изменялись после хирургических вмешательств, нарушавших нормальное функционирование лобных отделов мозга.

Влияние префронтальной коры, и особенно ее медиальных и базальных отделов, на высшие формы процессов активации было подробно изучено на человеке Е.Д.Хомской и ее сотрудниками. Было установлено, что префронтальные отделы коры действительно играют существенную роль в регуляции состояния активности, меняя его в соответствии с наиболее сложными, формулируемыми с помощью речи намерениями и замыслами человека. Следует отметить, что эти отделы мозговой коры созревают лишь на очень поздних этапах онтогенеза и становятся окончательно подготовленными к действию лишь у ребенка 4—7-летнего возраста. Темп роста площади лобных областей мозга резко повышается к 3,5—4 годам и испытывает затем второй скачок к 7—8-летнему возрасту. К первому из этих периодов относится и существенный скачок роста клеточных тел, входящих в состав префронтальных отделов коры.

В филогенезе эти отделы мозга получают мощное развитие лишь на самых поздних этапах эволюции. У человека они занимают до 1/3 всей массы мозга и имеют помимо указанных и другие функции, более непосредственно связанные с организацией активной деятельности людей.

Эти отделы двусторонне связаны не только с нижележащими образованиями ствола и межуточного мозга, но и со всеми остальными отделами коры больших полушарий. Отмечены богатейшие связи лобных долей как с затылочными, височными, теменными областями, так и с лимбическими отделами коры. Это подтверждено и нейронографическими исследованиями, установившими богатейшую систему афферентных и эфферентных связей полей префронтальной области с полями других областей коры.

Таким образом, то, что префронтальные отделы коры являются третичными образованиями, стоящими в теснейшей связи почти со всеми основными зонами коры головного мозга, не вызывает сомнений, и их отличие от третичных зон задних отделов заключается лишь в том, что третичные отделы лобных долей фактиче-

ски надстроены над всеми отделами мозговой коры, осуществляя, таким образом, гораздо более универсальную функцию общей регуляции поведения, чем та, которую имеет «задний ассоциативный центр», или, иначе говоря, третичные поля второго (ранее описанного) блока.

Морфологические данные о строении и связях лобных долей делают понятным тот вклад, который эти образования вносят в общую организацию поведения. Уже ранние наблюдения над животными, лишенными лобных долей мозга, позволили установить, насколько глубоко изменяется поведение животных после их экстирпации.

Как указывал еще И. П. Павлов, у такого животного нельзя отметить каких-либо нарушений в работе отдельных органов чувств. Зрительный и кинестезический анализы остаются сохранными, но осмысленное, направленное на известную цель поведение глубоко меняется. Нормальное животное всегда направляется к цели, тормозя реакции на несущественные побочные раздражители. Собака же с разрушенными лобными долями реагирует на любой побочный раздражитель. Увидев опавшие листья на садовой дорожке, она схватывает, жует и выплевывает их. Она не узнает своего хозяина. У нее возникают нетормозимые ориентировочные рефлексы в ответ на любые элементы обстановки; отвлечение в сторону этих несущественных элементов нарушает планы и программы ее поведения, делает ее поведение фрагментарным и неуправляемым. Иногда осмысленное, целенаправленное поведение срывается у такого животного бессмысленным воспроизведением однажды возникших инертных стереотипов. Собаки, лишенные лобных долей и один раз получившие пищу из двух кормушек, расположенных справа и слева, начинали совершать длительные стереотипные «маятникообразные» движения, многократно перебегая от одной кормушки к другой, не регулируя своего поведения полученными подкреплениями.

Подобные факты дали основание И. П. Павлову утверждать, что лобные доли играют существенную роль в синтезе направленного на известную цель движения, а В. М. Бехтереву — высказать предположение о том, что лобные доли мозга играют существенную роль в «правильной оценке внешних впечатлений и целесообразном, направленном выборе движений, сообразно с упомянутой оценкой», обеспечивая таким образом «психорегуляторную деятельность». П. К. Анохин высказал предположение, что лобные доли мозга играют существенную роль в «синтезе обстановочных сигналов», обеспечивая этим «предварительную, предпусковую афферентацию» поведения.

Дальнейшие исследования позволили внести существенные уточнения в анализ только что упомянутых функций лобных долей мозга. Как показали наблюдения С. Джекобсена, обезьяна,

лишенная лобных долей, успешно осуществляет простые акты поведения, направляемые непосредственными впечатлениями, но оказывается не в состоянии синтезировать сигналы, поступающие из разных частей ситуации, не воспринимаемых в едином зрительном поле, и, таким образом, не может выполнять сложные программы поведения, требующие опоры на мнестический план. Дальнейшие опыты ряда авторов показали, что удаление лобных долей приводит к распаду отсроченных реакций и к невозможности подчинить поведение животного известной внутренней программе (например, программе, основанной на последовательной смене сигналов). Анализ этих нарушений позволил обнаружить, что разрушение лобных долей ведет к нарушению не столько памяти, сколько возможности тормозить ориентировочные рефлексы на побочные, отвлекающие раздражители. Такое животное не в состоянии выполнять задачи на отсроченные реакции в обычных условиях, но способно осуществлять эти реакции при устранении побочных, отвлекающих раздражителей (помещение в полную темноту, введение успокаивающих фармакологических средств и др.).

Все это свидетельствует о том, что разрушение префронтальной коры действительно приводит к глубокому нарушению сложных программ поведения и к выраженному растормаживанию непосредственных реакций на побочные раздражители, делающему выполнение сложных программ поведения недоступным.

Роль префронтальных отделов мозга в синтезе целой системы раздражителей и в создании плана действия проявляется, однако, не только в отношении актуально действующих сигналов, но и в формировании активного поведения, направленного на будущее.

Как показали наблюдения К. Прибрама, животное с сохранными лобными долями оказывается в состоянии выдерживать длинные паузы, ожидая соответствующего подкрепления, и его активные реакции усиливаются лишь по мере приближения времени, когда должен появиться ожидаемый сигнал. В отличие от этого животное, лишенное лобных долей мозга, не способно обеспечить такое состояние «активного ожидания» и в условиях длительной паузы дает сразу же массу движений, не относя их к концу паузы и к моменту ожидаемого раздражителя. Таким образом, есть основания утверждать, что лобные доли являются одним из важнейших аппаратов, позволяющих животному осуществлять адекватную ориентировку не только на настоящее, но и на будущее. Этим они обеспечивают наиболее сложные формы активного поведения.

Следует, наконец, упомянуть и последнюю, очень существенную функцию лобных долей мозга в регуляции и контроле поведения.

В настоящее время ясно, что схема рефлекторной дуги не может рассматриваться как полно отражающая все существенное в

структуре поведения и что она должна быть заменена схемой рефлекторного кольца или рефлекторного круга. В нем наряду с восприятием и анализом сигналов внешней среды и реакций на них учитывается и то обратное влияние, которое оказывает эффект действия на мозг животного. Этот механизм «обратной связи» или «обратной афферентации», как существенное звено всякого организованного действия, был поставлен в центр внимания рядом исследователей, и в соответствии с ним П. К. Анохиным был указан аппарат «акцептора действия», без наличия которого всякое организованное поведение становится невозможным.

Многочисленные наблюдения показывают, что наиболее сложные формы такого «акцептора действия» связаны с лобными долями мозга и что лобные доли осуществляют не только функцию синтеза внешних раздражителей, подготовки к действию и формированию программы, но и функцию учета эффекта произведенного действия и контроля за его успешным протеканием.

Разрушение лобных долей мозга у животного лишает его возможности оценивать и исправлять допускаемые ошибки, вследствие чего поведение теряет свой организованный, осмысленный характер.

В начале 60-х годов было внесено еще одно существенное дополнение в понимание функциональной организации лобных долей мозга животного. Рядом исследователей было установлено, что лобные доли животного не являются однородным образованием и что если одни участки их (гомологичные конвекситальным отделам лобной доли человека) имеют прямое отношение к регуляции двигательных процессов, то другие зоны (гомологичные медиальным и базальным отделам лобных долей человека) имеют, по-видимому, иную функцию и их разрушение не ведет к нарушению двигательных процессов.

Лобные доли человека, как уже говорилось, развиты неизмеримо больше, чем лобные доли даже высших обезьян. Вот почему у человека в силу прогрессивной кортикализации функций процессы программирования, регуляции и контроля сознательной деятельности в несравненно большей степени зависят от префронтальных отделов мозга, чем процессы регуляции поведения у животных.

В силу совершенно понятных причин эксперимент на человеке возможен в значительно более узких пределах, чем на животных. Однако в настоящее время все же имеется обширный материал, позволяющий получить более полную, чем раньше, информацию о роли префронтальных отделов коры в регуляции психических процессов человека.

Основная отличительная черта регуляции человеческой сознательной деятельности заключается в том, что она совершается при ближайшем участии речи, и если относительно элементар-

ные формы регуляции органических процессов и даже простейших форм поведения могут протекать без участия речи, то высшие психические процессы формируются и протекают на основе речевой деятельности, которая на ранних ступенях развития носит развернутый характер, а затем все более сокращается. Именно в силу этого естественно искать программирующее, регулирующее и контролирующее действие человеческого мозга прежде всего в тех формах сознательной деятельности, управление которыми совершается при ближайшем участии речевых процессов.

Имеются бесспорные факты, говорящие о том, что именно такие формы регуляции осуществляются у человека при ближайшем участии лобных долей. Английский исследователь Г. Уолтер показал, что каждый акт ожидания вызывает в коре головного мозга человека своеобразные медленные потенциалы, которые усиливаются по мере увеличения вероятности появления ожидаемого сигнала, уменьшаются с падением степени этой вероятности и исчезают, как только задача ожидать сигнал отменяется. Характерно, что эти волны, которые были названы им «волнами ожидания», появляются прежде всего в лобных долях мозга и уже оттуда распространяются по всей остальной коре.

Почти одновременно с этой находкой М. Н. Ливанов вместе со своими сотрудниками при помощи иного методического приема подтвердил участие префронтальных отделов мозга в наиболее сложных формах активации, вызываемой интеллектуальной деятельностью. Регистрируя с помощью специальной многоканальной установки изменения биоэлектрической активности, отражающие возбуждение одновременно работающих пунктов мозга (до 150), он обнаружил, что каждая сложная умственная работа ведет к появлению большого числа синхронно работающих пунктов именно в лобных долях мозга.

Все названные исследования, проведенные независимо друг от друга, убедительно свидетельствуют о том, что кора лобных долей мозга участвует в генерации процессов активации, возникающей при наиболее сложных формах сознательной деятельности, в организации которой важнейшую роль играет речь. Подобные факты становятся ясными, если учесть, что именно эти разделы мозговой коры особенно богаты связями с нисходящей активирующей РФ, в силу чего имеется основание думать, что лобные доли человека принимают самое непосредственное участие в повышении состояния активности, которое сопровождает всякую сознательную деятельность. Эти же факты заставляют предполагать, что именно префронтальные отделы коры, вызывающие такую активацию, как раз и обеспечивают те сложнейшие формы программирования, регуляции и контроля сознательной деятельности человека, которые не могут осуществляться без участия оптимального тонуса корковых процессов.

4
ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ТРЕХ ОСНОВНЫХ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ БЛОКОВ МОЗГА

Было бы неправильно предполагать, что каждый из описанных блоков может самостоятельно осуществлять ту или иную форму деятельности. Любая сознательная деятельность, как уже неоднократно отмечалось, всегда является сложной функциональной системой и осуществляется, опираясь на совместную работу всех трех блоков мозга, каждый из которых вносит свой вклад в ее осуществление.

Уже давно прошло то время, когда психологи рассматривали психические функции как изолированные «способности», каждая из которые могла быть локализована в определенном участке мозга. Однако миновало и то время, когда психические процессы представлялись по модели рефлекторной дуги, первая часть которой имела чисто афферентный характер и заполняла функции ощущения и восприятия, в то время как вторая часть — эффекторная — целиком осуществляла движения и действия.

Современные представления о строении психические процессов носят совсем иной характер и исходят скорее из модели «рефлекторного кольца» или сложной саморегулирующейся системы, каждое звено которой включает как афферентные, так и эффекторные компоненты, а все звенья этой системы в целом носят характер сложной и активной психической деятельности.

Было бы неверно, например, представлять ощущение и восприятие как чисто пассивные процессы. Известно, что уже в ощущение включены двигательные компоненты и современная психология представляет ощущение, а тем более восприятие как рефлекторный акт, включающий как афферентное, так и эфферентное звено. Чтобы убедиться в сложном активном характере ощущений, достаточно напомнить, что даже у животных оно включает как необходимое звено отбор биологически значимых признаков, а у человека — и активное кодирующее влияние языка.

Особенно отчетливо выступает активный характер сложного предметного восприятия. Хорошо известно, что предметное восприятие носит не только полирецепторный характер, что оно, опираясь на совместную работу целой группы анализаторов, всегда имеет в своем составе и активные двигательные компоненты.

Решающую роль движений глаз в зрительном восприятии отмечал еще И. М. Сеченов, но экспериментально доказано это

было лишь в последнее время рядом психофизиологических исследований, показавших, что неподвижный глаз практически не может устойчиво воспринимать комплексные предметы и что сложное предметное восприятие всегда предполагает использование активных, поисковых движений глаз, выделяющих нужные признаки и лишь постепенно принимающих свернутый характер.

Все эти факты делают очевидным, что восприятие осуществляется при совместном участии всех трех функциональных блоков мозга, из которых первый обеспечивает нужный тонус коры, второй — дает возможность анализа и синтеза поступающей информации, а третий — необходимые направленные поисковые движения; последнее придает активный характер воспринимающей деятельности человека в целом.

Аналогичное можно сказать и о построении произвольных движений и действий.

Участие эфферентных механизмов в построении движения самоочевидно. Однако, как показал Н.А. Бернштейн, движение не может управляться одними эфферентными импульсами. Для его организованного выполнения необходимы постоянные афферентные импульсы, сигнализирующее состояние сочленений и мышц, положение сегментов движущегося аппарата и те пространственные координаты, в которых движение протекает.

Все это делает понятным, что произвольное движение, а тем более предметное действие опираются на совместную работу самых различных отделов мозга. Если аппараты первого блока обеспечивают нужный тонус мышц, без которого никакое координированное движение не было бы возможным, то аппараты второго блока позволяют осуществить те афферентные синтезы, в системе которых протекает движение, а аппараты третьего блока обеспечивают подчинение движения и действия соответствующим намерениям, способствуют созданию программы выполнения двигательных актов и осуществляют как регуляцию движений, так и контроль над ними, без чего не может сохраниться организованный, осмысленный характер двигательных и любых других действий.

Все это делает очевидным, что только учет взаимодействия всех трех функциональных блоков мозга, их совместной работы и того, каков специфический вклад каждого из них в отражательную деятельность мозга, позволяет правильно решать вопрос о мозговых механизмах психической деятельности.

Лурия А.Р. Функциональная организация мозга // Естественно-научные основы психологии / Под ред. А.А. Смирнова, А.Р. Лурия, В.Д. Небылицына. — М.: Педагогика, 1978. — С. 120—189.

Д.А. ФАРБЕР

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМНОЙ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ МОЗГА И ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ

Формирование структурно-функциональной организации мозга в онтогенезе — процесс длительный, охватывающий весь период развития ребенка, включая юношеский возраст. Гетерохронное развитие не только различных областей коры, но и полей одной и той же области, их слоев, отдельных нейронов и их отростков определяет специфику архитектоники коры на разных этапах возрастного развития. Однако, несмотря на гетерохронию созревания коры, прослеживается общий принцип ее структурной организации, характерный для всех отделов.

В первые годы жизни ребенка наиболее значительные преобразования претерпевают пирамидные нейроны: за счет увеличения сомы растут их размеры, возрастает степень их дифференцированности, интенсивно развиваются апикальные дендриты, образуя систему вертикальных связей. Упорядоченность по вертикали и формирование свойственной коре больших полушарий колончатой организации отчетливо выявляются к 3-летнему возрасту. На этом этапе развития известной степени зрелости достигают вставочные нейроны, в основном веретенообразные и звездчатые клетки, обеспечивающие интернейрональные связи в группе нейронов; выявляются и гнездные группировки, выраженные еще значительно меньше, чем колонки. К 5—6-летнему возрасту наряду с продолжающейся дифференцировкой нейронов и формированием звездчатых клеток расширяется система горизонтальных связей за счет роста и разветвления базальных дендритов и боковых терминалей апикальных дендритов, что расширяет возможности межнейронального взаимодействия в системе нейронного ансамбля. Ансамблевая организация претерпевает значительные изменения к 9—10 годам, когда значительно усложняется структура интернейронального аппарата, интенсивно развивается система горизонтальных связей, обеспечивающая взаимодействие нейронов как в пределах одного ансамбля, так и различных ансамблей между собой. В ходе дальнейшего развития продолжающаяся дифференцировка пирамидных нейронов и вставочных клеток, увеличение объема их волокон, развитие внутрикорковой микроциркуляторной сети и глии обеспечивают формирование зрелого типа нейро—глио—сосудистой ансамблевой организации нейронов.

В проекционных и ассоциативных областях коры структурные компоненты нейронных ансамблей созревают и достигают зрелого уровня в разные сроки. Наиболее длительно формируется ней-

ронный аппарат в полях лобной области, где определенная динамика формирования клеточных ансамблей прослеживается до 20-летнего возраста.

Совершенствование с возрастом структурной организации коры больших полушарий создает основу для функционального взаимодействия ее нервных центров при разных функциональных состояниях и разных формах деятельности. Интегративная деятельность мозга, в основе которой лежит системное взаимодействие различных мозговых структур, в значительной мере определяется организацией состояния спокойного бодрствования. Основная функция коры в состоянии, обозначаемом А. А. Ухтомским (1941) как оперативный покой, — это готовность к обнаружению, обработке и оценке той информации, которая может поступить в любой момент. Для того чтобы мозг мог адекватно и наиболее экономично отреагировать на поступающую информацию, необходимы определенные механизмы, формирование которых обеспечивает оптимальные условия для реализации деятельности. Это прежде всего определенным образом организованное взаимодействие структурных элементов мозга, которые могут быть вовлечены в реализацию деятельности.

В. И. Медведев (1988), рассматривая механизмы развития функциональных состояний, отмечает, что одним из возможных путей обеспечения оперативного покоя является мобилизация элементов системы с включением в нее избыточных компонентов, которые при определении стратегии деятельности выключаются из системной реакции. Поскольку интегративная деятельность мозга осуществляется при системном взаимодействии различных областей коры, состояние покоя должно обеспечиваться определенной степенью их активации и взаимодействием. У взрослого человека это функциональное состояние характеризуется наличием в ЭЭГ доминирующего ритма — альфа-ритма, имеющего определенную пространственно-временну́ю организацию. Показано, что предъявление стимулов на разной фазе альфа-цикла определяет неоднозначный характер реагирования (Lindsley, 1952). По мнению Н. П. Бехтеревой (1980), восходящий и нисходящий фронты альфа-волны обеспечивают регуляцию информационного потока: открытие нервных клеток для сенсорного входа на восходящей части альфа-волны и закрытие на нисходящей. Периодичность активности нервных клеток коры, обеспечиваемая альфа-ритмом, создает условия для сканирования информации (Walter, 1950), ее квантования (Wiener, 1961). Кроме того, альфа-ритму, широко распространенному по коре, принадлежит и важная роль в пространственной синхронизации нервных центров. Синхронизация активности нервных элементов является важнейшим условием их взаимодействия. Это выявлено как при изучении корреляционных связей близко и дистантно расположенных нервных клеток

(Бехтерева и др., 1985), так и при изучении корреляционных отношений ритмов ЭЭГ (Ливанов, 1972).

В последние годы установлена функциональная гетерогенность альфа-ритма (Suzuki, 1981; Inouye, 1986; Мачинская, 1988). Выделяются низкочастотная, среднечастотная и высокочастотная составляющие, каждой из которых может принадлежать определенная роль в функциональной организации коры.

Организация ЭЭГ покоя претерпевает значительные и длительные изменения в онтогенезе. Отмечена постепенность формирования альфа-ритма как доминирующей формы активности и изменение с возрастом его пространственно-временно́й организации.

Появление альфа-ритма в постнатальном онтогенезе связано с формированием аппарата интернейронов, создающих условия для периодичности активационных процессов и реверберации возбуждения по внутрикорковым и корково-корковым цепям (Фарбер, Алферова, 1972). Возрастная динамика альфа-ритма носит нелинейный характер и имеет определенную регионарную специфичность, что подтверждает представление о наличии в коре больших полушарий нескольких генераторов альфа-активности (Suzuki, 1974, 1981; Данилова, 1985; Inouye, 1986, и др.).

Наиболее функционально значимым в обеспечении межцентральной интеграции дистантно удаленных отделов коры является затылочный генератор, продуцирующий среднечастотный альфа-ритм (альфа-10), генерализованный по коре больших полушарий. Первые проявления функционирования этого генератора обнаруживаются локально в затылочной области в период новорожденности в переходном от сна к активному бодрствованию состоянии.

В состоянии спокойного бодрствования альфа-ритм начинает регистрироваться с 3—4-месячного возраста. При этом он обнаруживается как в затылочной области коры, так и за ее пределами в теменной и височной областях. Частота этого ритма (6—8 Гц) отличается от таковой генерализованного альфа-ритма взрослых, очевидно, в силу незрелости нервных элементов коры и их синаптического аппарата. В течение первых лет жизни низкочастотный альфа-ритм является основной составляющей альфа-диапазона во всех областях коры.

Переход на доминирование волн среднечастотного диапазона раньше всего наблюдается также в зоне генерации генерализованной альфа-активности. Доминирующим этот ритм во всех областях становится к 10 годам, что позволяет рассматривать этот возраст как важный этап в организации межцентрального взаимодействия, приближении его к зрелому типу организации состояния покоя. Преобладание в ЭЭГ покоя мощности среднечастотного альфа-ритма во всех областях коры затрудняет выделение фокусов других ритмических составляющих альфа-диапазона — локальных генераторов по Сузуки (Suzuki, 1981), однако обращает

на себя внимание большая по сравнению с другими областями выраженность высокочастотного альфа-ритма в левой височной области. Определенные данные о регионарной специфичности альфа-поддиапазонов получены при анализе пространственной синхронизации, оцениваемой по значениям функции когерентности (КОГ). Общей закономерностью ее формирования является увеличение с возрастом степени синхронизации волн альфа-диапазона как внутри полушарий, так и в особенности между симметричными отделами полушарий, что согласуется с представлением В.И.Медведева (1988) о значении избыточности в организации состояния покоя для обеспечения адекватного реагирования в соответствии с конкретной программой деятельности.

Вместе с тем при анализе индивидуальных ЭЭГ с 9—10-летнего возраста выявляется специфика пространственной организации альфа-ритма в правом и левом полушарии. Для левого полушария характерно наличие нескольких пиков КОГ в альфа-диапазоне, в правом полушарии наиболее высокие значения имеет КОГ среднечастотного альфа-ритма между дистантно удаленными областями. Полушарная специфика пространственной синхронизации коррелирует с имеющимися в литературе данными о различиях в анатомической конструкции полушарий, обеспечивающих возможное взаимодействие нервных элементов коры (Gur et al., 1980). Следует подчеркнуть выраженную межиндивидуальную вариативность внутриполушарной пространственной синхронизации. При анализе ЭЭГ лиц с разной умственной работоспособностью было показано (Фарбер, Кирпичев, 1985), что уровень работоспособности и ее устойчивость положительно коррелируют с дифференцированностью пространственной синхронизации альфа-ритма в каудальных отделах полушарий, преимущественно в левом. Увеличение с возрастом полушарных различий в пространственной синхронизации альфа-ритма, очевидно, отражает формирование зрелого типа функциональной специализации полушарий, в основе которой лежит специфика структурно-функциональной организации ее нервных элементов.

Возрастным преобразованиям в организации состояния спокойного бодрствования соответствуют изменения функциональной организации мозга в процессе деятельности. Это отчетливо выявляется при изучении формирования системы зрительного восприятия.

Наличие в период новорожденности строго локальных зрительных вызванных потенциалов, регистрируемых в затылочной области, соответствует по времени первичному образованию в этой зоне фокуса альфа-ритма, еще не распространяющегося на другие области коры. Зрительная функция на этом этапе развития обеспечивается только проекционной корой. По образному выражению И.М.Сеченова (1866), новорожденный видит, но видеть

не умеет, так как отсутствует активный поиск информации. Система, определяющая возможность такого поиска, начинает складываться уже на первом году жизни, когда устанавливаются межцентральные связи и ВП[1] на зрительный стимул начинают регистрироваться за пределами проекционной коры. В течение первых лет жизни отмечается широкое вовлечение коры больших полушарий в анализ зрительной информации. В 3—4-летнем возрасте зрительные ВП одновременно регистрируются в различных областях коры, причем в затылочной и заднеассоциативных областях они сходны по конфигурации, параметрам и реактивности. Уже на первом году появляются и в течение первых лет жизни стабилизируются ВП на зрительные стимулы и в переднецентральных отделах коры, что отражает формирование связи сенсорного звена и двигательной системы, необходимой для создания образа-эталона. У маленьких детей этот процесс осуществляется при непременном тесном взаимодействии зрительной и двигательной систем (Запорожец, 1962).

Широкая генерализация ответов по коре больших полушарий в первые годы жизни соответствует организации межцентрального взаимодействия, обеспечиваемого распространением генерализованной альфа-активности. В функциональном смысле расширение сферы вовлекаемых в реакцию структур способствует активному поиску информации, ее включению в познавательную деятельность. Однако на этом этапе развития еще отсутствует свойственная зрелому типу зрительного восприятия специализация участия различных корковых зон в анализе и переработке информации. По мере структурно-функционального созревания областей коры, в особенности ее заднеассоциативных отделов, такая специализация отчетливо выявляется. В 6—7-летнем возрасте зрительные ВП, регистрируемые в проекционной коре и за ее пределами, приобретают четкие различия по конфигурации и реактивности. Ответы затылочной области наиболее существенно изменяются при анализе контурно-контрастных элементов изображения. ВП височно-теменно-затылочной области наиболее реактивны при необходимости анализа сложных изображений, требующих идентификации. Специализации отдельных звеньев системы восприятия соответствуют отмеченные в психологических (Запорожец, 1962) и психофизиологических (Бетелева, 1983) исследованиях существенные сдвиги в развитии зрительной функции. Они проявляются в облегчении выработки эталонов, в том числе на сложные, ранее незнакомые стимулы, на основе выделения существенных признаков. С 9—10-летнего возраста увеличивается межцентральная интеграция проекционных и заднеассоциативных отделов коры больших

---

[1] Вызванный потенциал.

полушарий, обнаруживаются сходная реактивность компонентов ВП при предъявлении зрительных изображений и удлинение времени обработки сигнала, что рассматривается как результат усложнения процесса переработки информации в зрительной системе, связанный с возрастанием роли заднеассоциативных отделов коры и усилением их влияний на обработку информации в проекционной зоне (Фарбер и др., 1982). Возможность таких влияний и наличие двусторонних связей заднеассоциативной и проекционной коры отмечены в ряде работ (Глезер, 1978; Mishkin, 1972). В экспериментальном исследовании (Савченко, Фарбер, 1980) показано появление и усиление с возрастом влияний заднеассоциативной коры на проекционную зону, реализуемых через интернейрональный корковый аппарат, постепенно созревающий в онтогенезе.

Можно полагать, что одним из важных факторов в обеспечении совершенствования межцентральной интеграции является формирование локальных генераторов альфа-активности. Дальнейшее совершенствование системы восприятия информации связано с вовлечением переднеассоциативных отделов коры. Структурно-функциональное созревание лобных областей, играющих важнейшую роль в категоризации и классификации признаков, продолжающееся в течение длительного периода развития, обусловливает формирование зрелого типа опознания по выбранному разделительному признаку, что обеспечивает оптимальные условия для быстрого адекватного реагирования на поступающую информацию. На основе анализа событийно-обусловленных потенциалов (event-related potentials), регистрируемых при предъявлении сложных зрительных задач, можно считать, что вовлечение лобной области левого полушария в осуществление заключительных операций восприятия — классификацию признаков стимула, его опознание — происходит только к 16 годам.

Функциональная зрелость системы анализа, обработки и оценки поступающей информации, результаты которой управляют системой активации (Соколов, 1964; Кратин, 1973), в значительной мере определяет организацию внимания, которое, в свою очередь, является процессом, регулирующим функциональное состояние коры, создающим оптимальные условия для реализации деятельности.

В раннем постнатальном периоде, когда система анализа информации характеризуется значительной незрелостью, активационные процессы обусловливают лишь наличие примитивной ОР, лишенной исследовательского компонента (Волохов, 1968). По мере становления системы восприятия и накопления сенсорного опыта активационные корковые процессы, реализуемые за счет генерализованных восходящих неспецифических влияний, приобретают значимость в поиске новой эмоционально привлекательной информации. Как показали исследования Н. В. Дубровинской (1985), в до-

школьном возрасте влияния активирующей системы носят выраженный характер эмоциональной активации, имеющей иное, чем корковая активация взрослого, электрографическое выражение: она проявляется не в десинхронизации альфа-активности, а в ее усилении или появлении тета-ритма. Эмоциональная активация, согласно представлению П. В. Симонова (1975), компенсирующая недостаток и пролонгирующая поиск новой информации, отмечается у части детей еще в 6—7-летнем возрасте.

Однако на этом этапе развития обнаруживается и зрелая форма корковой активации в виде блокады альфа-ритма, расцениваемой как реакция на информационную составляющую среды (Соколов, 1964; Дубровинская, 1985). Появляется возможность привлечения внимания ребенка не только к конкретным, но и к отвлеченным характеристикам стимула, создаются условия для формирования произвольного внимания по речевой инструкции.

Организация внимания в этом возрасте характеризуется некоторой избыточностью. Так, при анализе коэффициентов корреляции биоритмов мозга В. В. Алферовой (1977) отмечена обширная, охватывающая различные области коры система межцентральных связей.

Существенные изменения активационных процессов и организации внимания наблюдаются с 9—10-летнего возраста. Корковая активация приобретает четко выраженный дефинитивный характер в виде генерализованной десинхронизации альфа-ритма с вовлечением лобных областей, причем преимущественно активированным становится левое полушарие. Более эффективными оказываются эмоционально нейтральные стимулы. Пространственная организация внимания на этом этапе развития характеризуется уменьшением генерализованности и формированием фокусов локально взаимосвязанной активности. Такая организация является следствием избирательного регулирования активационных процессов, обеспечивающих сонастройку определенных звеньев системы, участвующих в реализации конкретной программы деятельности.

Определенная направленность активационных процессов проявляется при изучении произвольной регуляции сенсорной функции. В 4—5-летнем возрасте в ситуации мобилизационной готовности и необходимости выделения значимых стимулов проявляется генерализованное облегчение ВП. Напротив, в 9—10 лет изменения их носят избирательный в пространстве и во времени характер, т. е. в каждой области изменяются те компоненты ответа, которые отражают ее специализированное участие в определенных операциях по анализу и обработке информации. При этом с очевидностью выступают взаимообусловленность формирования процессов внимания и восприятия, их тесное единство, являющееся основой когнитивной деятельности.

Отмечая прогрессивную тенденцию в формировании функциональной организации мозга, необходимо указать, что она несколько нарушается в подростковом возрасте, особенно на начальных этапах полового созревания, когда в силу нейроэндокринных сдвигов наблюдаются как регрессивные отклонения в ЭЭГ покоя, так и нарушения в организации внимания и избирательного восприятия. Это может быть объяснено гиперактивностью гипоталамических структур и усилением вследствие этого неспецифических активирующих влияний, затрудняющих проявление механизмов избирательной активации. На завершающих этапах полового созревания эти отклонения нивелируются и механизмам локальной избирательной активации принадлежит главенствующая роль в функциональной организации мозга. В 15—16-летнем возрасте четкая избирательность вовлечения корковых областей в организацию внимания проявляется как в ограниченном числе межцентральных связей, так и в дифференциации синхронизации ритмических составляющих альфа-диапазона.

Формирование в онтогенезе процессов избирательной корковой активации соответствует структурно-функциональному созреванию лобных отделов коры больших полушарий, являющихся высшим регуляторным центром. Эти области коры, включаясь в систему восприятия и располагая результатами анализа информации, поступающими по обширной системе восходящих и горизонтальных (по коре) связей, оказывают влияние на нижележащие отделы мозга, относящиеся к активирующей системе. Регулируя восходящие активирующие воздействия, лобные области обеспечивают условия избирательной, локальной корковой активации.

Предполагается, что нисходящие влияния лобных отделов коры реализуются через лимбическую систему. В модельных экспериментах на животных показано постепенное формирование в онтогенезе двусторонних функциональных связей неокортекса и гиппокампа, медиальные отделы которого, получая проанализированную и проинтегрированную в коре информацию, оказывают облегчающее, избирательное в пространстве и во времени влияние на процессы переработки информации в коре больших полушарий (Дубровинская, 1985). Возможно, что не только прямые восходящие воздействия гиппокампа опосредуют локальную активацию. Нельзя исключить и значение системы Скиннера — Линдсли (Skinner, Lindsley, 1973), функция которой состоит в вытормаживании на уровне неспецифического таламуса активирующих влияний к незадействованным областям коры, тем самым способствуя локальности активационных процессов. Возможно и участие стриарных образований, имеющих проекции из лимбических структур. Фильтруя сигналы, из них поступающие, стриарные структуры оказывают через таламус топографически организован-

ные активирующие воздействия на кору больших полушарий (Суворов, Таиров, 1985).

Формирование с возрастом системы регулируемой корковой активации имеет важнейшее значение не только для организации внимания, но и любой мозговой деятельности. Создавая условия избирательной локальной активации нервных центров, эта система обеспечивает функциональную организацию мозговых структур, адекватную реализуемой деятельности. Сказанное отчетливо выявляется в динамике ЭЭГ показателей в процессе выполнения мыслительных операций (решение арифметических задач, зрительно-пространственный гнозис). Показано, что в процессе онтогенеза на фоне усиливающейся активации левого полушария возрастают дифференцированность и регионарная специфичность вовлечения структур левого и правого полушария, участвующих в реализации конкретной деятельности. Увеличивается с возрастом и межполушарная когерентность, свидетельствующая о том, что наряду с полушарной специализацией усиливается и взаимодействие полушарий. Установлено, что у младших школьников успешность деятельности полностью коррелирует с активацией и пространственной локальной синхронизацией областей правого полушария, а в старшем школьном возрасте успешность деятельности определяется межполушарным взаимодействием.

Все изложенное дает основание полагать, что формирование в онтогенезе системной деятельности мозга определяется как структурным созреванием областей коры, в особенности ее переднецентральных отделов, так и организацией функциональных связей. Структурное созревание корковых областей, формирование их нейронных ансамблей обеспечивают совершенствование и специализацию осуществляемых в этих областях операций.

В качестве нейрофизиологической основы функционального взаимодействия областей коры рассматривается альфа-ритм, частотные характеристики и пространственная организация которого формируются в течение длительного периода индивидуального развития.

Становление и совершенствование межцентральных функциональных связей опосредуется созреванием системы локальной управляемой активации, создающей условия вовлечения в деятельность и сонастройки нейронных ансамблей структур мозга; участвующих в реализации конкретного вида деятельности.

Фарбер Д.А. Принципы системной структурно-функциональной организации мозга и основные этапы ее формирования // Структурно-функциональная организация развивающегося мозга. — Л.: Наука, 1990. — С. 168 — 177.

Т. Г. БЕТЕЛЕВА

РАЗВИТИЕ СИСТЕМЫ ЗРИТЕЛЬНОГО ВОСПРИЯТИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Анализ нейрофизиологических механизмов, лежащих в основе формирования зрительного восприятия, позволил выявить этапы становления системной организации этого сложного акта на межнейрональном внутриструктурном, корково-подкорковом и межцентральном уровнях. Каждый из этих уровней, обладая специфическими для него закономерностями и временной последовательностью развития, вносит свой вклад в осуществление сенсорных процессов, на базе которых реализуются контакты организма с внешней средой и возникают те приспособительные эффекты, достижение которых является основным критерием, позволяющим рассматривать восприятие как функциональную систему.

Основное свойство функциональной системы — обеспечивать адекватное взаимодействие организма с внешней средой — проявляется на всех этапах онтогенеза. Реализация этой общебиологической закономерности осуществляется за счет избирательного гетерогенного развития структур, которые с самых начальных стадий развития интегрируются в систему.

Исследованиями П. К. Анохина и его сотрудников было показано, что гетерохрония относится как к закладке и темпам развития функциональных систем, необходимых организму в различные периоды его жизни, так и к темпам созревания отдельных звеньев одной и той же функциональной системы.

Для понимания закономерностей системной организации функций в онтогенезе важное значение имеют представления А. А. Маркосяна о надежности биологической системы. Согласно его предположениям уровень интегральной реакции любой из физиологических систем организма постоянен на всех стадиях развития, созревание же отдельных элементов системы, не изменяя интегральную реакцию, повышает надежность функционирования. Одним из факторов обеспечения надежности, по мнению А. А. Маркосяна, является динамичность взаимодействия звеньев системы, которая, в свою очередь, определяется соотношением жестких стабильных и гибких пластичных связей. Можно предположить, что именно жесткие связи создают возможность минимального обеспечения функциональной системы, в результате чего ее приспособительная роль проявляется даже на тех стадиях, когда она не достигла окончательной зрелости. В процессе развития пластичность физиологических систем увеличивается.

Как показывает анализ литературных данных и полученных в работе результатов, эти общие закономерности развития функцио-

нальных систем проявляются на всех трех исследованных уровнях организации зрительного восприятия.

Электрофизиологическим отражением морфофункционального созревания нейронного аппарата проекционной коры и основного переключательного ядра таламуса — латеральное коленчатое тело (ЛКТ) — является изменение нейронных реакций от слабых тонических в 3—4-дневном возрасте к фазным ответам со слабовыраженной фазой торможения в период прозревания, а затем на 3—4-й неделе жизни к многофазным реакциям, в которых периоды активации и торможения четко чередуются. Динамика изменений характера нейронных ответов в проекционной коре совпадает с динамикой перестройки ВП, эволюцирующих от начально-негативных у непрозревших животных к позитивно-негативным, в которых постепенно сокращается латентный период начальной позитивности и увеличивается выраженность вторичных компонентов.

В связи с описанными выше общими закономерностями развития в онтогенезе функциональных систем интересно отметить, что возникающие первыми в постнатальной жизни реакции нейронов коры, приуроченные к начально-негативному ВП и обусловленные прямыми связями геникулярных волокон с апикальными дендритами наиболее зрелых пирамидных клеток, отличаются чрезвычайно большой стабильностью. По всей вероятности на этом раннем этапе онтогенеза незрело-рождающихся животных, контакты которых с внешней средой очень ограничены, такая реакция на внешний стимул является вполне адекватной и надежной; имеющаяся в эти сроки функциональная система сигнализирует не только о наличии или отсутствии зрительного стимула, но и дает некоторые сведения о его характере. Было установлено, что у крольчат рецептивные поля, обладающие определенными функциональными характеристиками, появляются в ЛКТ на 7-й день жизни, а в коре — на 8-й.

В этот период в ЛКТ выделяется три типа рецептивных полей из четырех, описанных для взрослых животных, а в коре — три из семи дефинитивных типов. Все три типа рецептивных полей у непрозревших животных совпадают для подкоркового и коркового уровней. Этими типами являются концентрические, однородные и неизбирательно чувствительные к движению рецептивные поля. Наряду с этими нейронами в ЛКТ и коре непрозревших крольчат имеется большое количество клеток, не обладающих какой-либо организацией рецептивного поля. Эти особенности отличают незрелую систему внутрикорковых связей от дефинитивной, организация которой позволяет оценить контраст, размер, ориентацию и направление движения стимула.

Период прозревания характеризуется существенными перестройками зрительной системы, которые в основном касаются

организации афферентного входа на корковом уровне, но частично затрагивают и таламический уровень. В ЛКТ крольчат 11—12 дней жизни появляется последний (четвертый) тип рецептивных полей (характерных для взрослых), избирательно реагирующих на направление движения, и, несмотря на сохранность некоторого количества нейронов с неидентифицируемыми свойствами в этой структуре до 17—18-го дня, с момента прозревания уже имеется полный набор всех дефинитивных типов рецептивных полей.

На корковом уровне в период прозревания происходит перемещение фокуса начальной деполяризации из поверхностных в глубокие слои коры, что, как было показано выше, определяется созреванием сомы и базальных дендритов пирамидных нейронов, возникновением шипикового аппарата, на котором располагаются асимметричные возбудительные контакты, имеющие наибольшую плотность на проксимальных частях дендритов. Электрофизиологическим отражением этих процессов является возникновение позитивно-негативного ВП и фазных реакций нейронов, начальные ряды которых приходятся на максимум позитивной фазы ВП. Несмотря на дифференцировку аппарата бесшипиковых звездчатых клеток, способных осуществлять прямое торможение, тормозные механизмы являются еще недостаточно зрелыми, так как на этой стадии развития еще отсутствуют короткоаксонные вставочные нейроны, а симметричные синаптические контакты на телах пирамид не имеют характерных для дефинитивных тормозных синапсов эллипсоидных везикул. В нейронной активности незрелость тормозных процессов проявляется в длительности тормозной паузы, следующей за начальным разрядом, и нечеткости вторичных периодов активирования.

Эта недифференцированность тормозных процессов, очевидно, и определяет тот факт, что характер рецептивных полей корковых нейронов у крольчат 10—16 дней мало отличается от такового у непрозревших животных: все также велико число клеток, отвечающих на стимуляцию любого участка рецептивного поля и нечувствительных или неизбирательно чувствительных к движению стимула, почти отсутствуют нейроны, чувствительные к размеру и ориентации. Хотя стабильность ответа каждого из нейронов у крольчат 10—12 дней значительно уменьшается по сравнению с непрозревшими животными, реакции близко расположенных клеток довольно однотипны. Это позволяет считать, что межнейронные связи в период прозревания отличаются еще довольно большой жесткостью.

У человека дифференцировка пирамидных нейронов и некоторых видов звездчатых клеток, а именно веретенообразных нейронов IV слоя и звездчатых нейронов с длинным аксоном, являющихся первым звеном приема сенсорного стимула в коре, происходит еще в пренатальном периоде, и к моменту рождения они

являются уже в известной мере зрелыми. Это дает основание предположить, что у ребенка уже с момента рождения функционирование нейронных элементов проекционной коры, воспринимающих афферентную посылку, носит специализированный характер. Подтверждением этому могут служить данные о наличии врожденных механизмов восприятия формы. Показано, что дети первых часов и дней жизни предпочитают рассматривать оформленные изображения и длительнее фиксируют взор на схематических изображениях лица, концентрических кругах и других черно-белых паттернах, чем на гладких цветных образцах.

В электрофизиологических экспериментах показана связь основных компонентов ВП новорожденных детей с качественными признаками стимула. Позитивно-негативный ВП, регистрируемый в проекционной зоне новорожденных, более выражен при предъявлении шахматного рисунка по сравнению с диффузным засветом экрана и обнаруживает связь с размерами составляющих его клеток.

Хотя в раннем детском возрасте не изучалось отражение в ВП более сложных признаков сигнала, которые выделяются характерными для зрительной проекционной коры простыми и сложными рецептивными полями, однако можно предположить, что у человека эти поля начинают функционировать с момента рождения. Изучение глазных движений у новорожденных первых часов жизни показало, что введение в поле зрения геометрической фигуры приводит к тому, что движения глаз становятся менее хаотичными, причем они концентрируются у одной из вершин треугольника или у одного из краев круга. Эти результаты свидетельствуют о наличии способности к выделению отдельных элементов контура с момента рождения ребенка. Однако характер глазных движений и фиксация на одной из точек дают основание полагать, что на этом этапе развития воспринимаются лишь отдельные элементы изображения, а не весь предмет в целом. Возможность осуществления некоторых операций по выделению качественных признаков сенсорного стимула в раннем постнатальном периоде определяется известной степенью зрелости нейронного аппарата проекционной корковой зоны, обусловливающей прием и начальные этапы анализа внешнего сигнала.

Период, соответствующий формированию аппарата вставочных нейронов и определяемых ими внутрикорковых связей, является чрезвычайно важным этапом онтогенеза. У кролика он приходится на 3—4-ю неделю жизни, когда значительно возрастает число звездчатых нейтронов и формируется их шипиковый аппарат. Созревание этих элементов, определяющих функционирование возвратных возбудительных и тормозных цепей, отражается в изменениях нейронной и суммарной активности зрительной коры. У крольчат 3-й недели жизни наряду с коротколатентными на-

чальными разрядами клеток, приходящимися на позитивность ВП, начинают наблюдаться периоды начального активирования, соответствующие его негативной фазе; продолжительность тормозного периода сокращается, вторичные разряды приобретают четкость. В ВП увеличивается выраженность вторичных компонентов. Судя по срокам формирования вторичных фаз ВП, в онтогенезе человека периоду бурного развития внутрикорковых нейронных связей соответствует возраст 2—3 месяца постнатальной жизни, однако их окончательное становление не заканчивается и к 6 годам. Морфологические данные о сроках созревания вставочных корковых нейронов хорошо коррелируют с этими результатами.

У крольчат на 3-й неделе жизни происходят существенные изменения функциональной характеристики нейронов. К 17—18-му дню возникают простые, сложные, дирекционально- и ориентационно-чувствительные рецептивные поля. Совпадение сроков становления рецептивных полей, развития дендритного аппарата вставочных нейронов и созревания тормозных синапсов дефинитивного типа на телах пирамид позволяет считать возвратные связи, определяющиеся включением в цепь вставочных нейронов, морфологическим субстратом формирования рецептивных полей, участвующих в специфической обработке зрительного стимула. Это предположение подтверждается данными о значимости тормозных внутрикорковых связей для функционирования рецептивных полей, обладающих избирательной чувствительностью к ориентации и направлению движения. Уменьшение избирательности в реакциях корковых нейронов вследствие ранней депривации приводит к появлению рецептивных полей с необычайно большими возбудительными зонами.

В формировании специфических свойств нейронов зрительной коры принимают участие не только тормозные, но и возбудительные возвратные связи. В проведенных нами опытах было показано, что в нейронном ответе наибольшей связью с интенсивностью зрительного стимула обладают вторичные разряды, возникающие на 180—250-й миллисекунде, которые появляются в онтогенезе кролика только на 3-й неделе жизни и опосредуются системой внутрикорковых связей. По данным А. Я. Супина, избирательностью к качеству стимула обладают именно поздние фазы ответа, начальные же фазы, обладая высокой чувствительностью и малой избирательностью, являются только детекторами событий. Однако возбудительные возвратные связи, так же как и тормозные, являются результатом развития аппарата вставочных нейронов, формирующегося у кролика на 3-й неделе постэмбрионального развития.

С созреванием вставочных клеток и формированием внутрикорковых связей усложняется функциональное объединение

нейронов в рабочие группы, или ансамбли, что создает предпосылки для большей дифференциации осуществляющегося в пределах проекционной коры анализа сенсорного стимула. Если в раннем постнатальном периоде объединение нейронов происходит только на основании общности получаемой афферентной посылки, что проявляется в значительном сходстве ответов близко расположенных элементов, то по мере созревания аппарата вставочных нейронов возникает способность к специализированному вовлечению близко расположенных нейронов в анализ сенсорного стимула. Это находит свое отражение в различии конфигурации вторичных фаз ответа. Дифференцированность обработки информации отдельными элементами, объединенными в вероятностно-статистический ансамбль, отчетливо проявляется в динамике фаз ответа при изменении интенсивности стимула. Поскольку степень выраженности вторичных периодов торможения и активирования у различных нейронов зрелой коры неоднозначна, что определяется различным характером их системных связей, их динамика при смене параметров стимула также неоднозначна. У крольчат эта неоднозначность начинает отчетливо проявляться при изменении интенсивности раздражителя с 3-недельного возраста, что свидетельствует о формировании условий для специализированного вовлечения отдельных нейронов в анализ сенсорного стимула, определяющего их место в функциональном ансамбле. По мнению А. Б. Когана, ансамблевая организация расширяет диапазон пластичности сенсорной системы.

Включение нейрона в ансамбль в значительной степени определяется условиями поступления в нервную систему сенсорных сигналов. Так, в работе И. Н. Кондратьевой было показано, что дисперсия латентных периодов ответов близко расположенных нейронов на одинаковые по физическим параметрам стимулы, подаваемые изолированно или с частотой 1 Гц, неодинакова. Динамичность системы связей, определяющая изменение степени и характера участия отдельных нейронов в процессе восприятия, проявляется и в организации рецептивных полей, которые также не являются жестко фиксированными. По данным авторов, как изменение уровня световой адаптации, так и изменение уровня бодрствования вызывает перестройку размеров, площади и формы рецептивных полей корковых нейронов, влияя на пространственное разрешение, избирательность к ориентации стимула, направлению и скорости движения; наблюдавшиеся перестройки рецептивных полей связываются с динамичностью внутрикоркового торможения.

Таким образом, можно полагать, что созревание аппарата вставочных нейронов, обеспечивающих разнообразие и тонкость осуществляемых в коре операций, является чрезвычайно важным этапом формирования процесса восприятия. С его развитием система

внутрикорковых связей становится более пластичной. Увеличение степени гибких связей, с одной стороны, повышает надежность функционирования этой системы, а с другой — создает возможность тонкой избирательной оценки качества стимула за счет функционирования комплексных рецептивных полей. Развитие системной организации на уровне внутрикорковых связей определяет совершенствование в онтогенезе начального этапа обработки зрительной информации, обеспечивающего выделение простых и сложных признаков сигнала.

Развитие системы корково-подкорковых отношений в онтогенезе отражает те же основные общебиологические закономерности перехода от «минимального обеспечения» функции за счет жестких связей к дефинитивной форме гибких связей. Кортикофугальные влияния на ЛКТ начинают осуществляться у кроликов с 5—6-го дня жизни. С этого возраста до 15—16-го дня жизни кортикофугальная посылка оказывает единообразное тормозное влияние на спонтанную и вызванную активность всех нейронов ЛКТ и по всей вероятности имеет неспецифический характер. С 15—16-го дня система кортикофугальных связей приобретает значительную гибкость. С этого возраста наряду с неспецифическими тормозными реакциями у части нейронов ЛКТ в ответ на электрическую стимуляцию коры возникают фазные тормозно-возбудительные реакции. К 25—30-му дню этот тип ответа становится преобладающим. Становление фазных кортикофугальных влияний приходится на тот период онтогенеза, когда окончательно формируются ответы нейронов проекционной коры, что дало основание предположить значимость корковой посылки для формирования реакций на подкорковом уровне.

Функциональная зависимость кортикофугальных влияний в формировании ответов реакции нейронов ЛКТ определяется конвергенцией на одном нейроне афферентного и коркового входов, создающей условия для их сложного взаимодействия. Как было показано выше, прямые кортикофугальные волокна связаны сложной системой синаптических контактов как с основными, так и со вставочными нейронами ЛКТ. Такая организация может определить наблюдаемый в эксперименте фазный характер реакции на кортикофугальную посылку. Взаимодействие афферентного сигнала с кортикофугальной посылкой вызывает разнообразные изменения различных компонентов ответа, определяемые временными соотношениями конвергирующих сигналов, с общей тенденцией к подчеркиванию начальных, и особенно вторичных, фаз ответа. Характер формирующихся в процессе развития фазных реакций на корковую посылку и их взаимодействие с ответами на афферентные стимулы дают основание расценивать их как результат кортикофугальных специфических влияний, увеличивающих пластичность межнейронных связей на подкорковом уровне.

Влияние проекционной коры на таламическое релейное ядро представлено двумя типами воздействий, формирующихся в различные сроки постнатального онтогенеза. Первыми в онтогенезе созревают неспецифические влияния тонического характера, оказывающие подавляющее воздействие на нейронную активность ЛКТ. Кортикофугальные влияния такого типа свойственны животным, находящимся на низких ступенях эволюционного развития. Неспецифические кортикофугальные влияния, функциональное значение которых состоит в ограничении потока поступающей в кору информации, сохраняются и на более поздних этапах фило- и онтогенеза и, по-видимому, оказывают регулирующее влияние на подкорковый уровень при изменении функционального состояния коры. Удельный вес этого типа влияний в регуляции сенсорного входа в процессе развития снижается в связи со становлением в онтогенезе специфических кортикофугальных влияний, оказывающих сложное модулирующее воздействие на процессы приема и обработки сигналов на таламическом уровне.

Созревание кортикофугальных влияний означает новый этап в развитии сенсорных механизмов — формируется единая проекционная система, в которой функции коркового и подкоркового звеньев тесно связаны. В этой системе подкорковый уровень по степени и темпам развития вначале опережает кору больших полушарий. В процессе онтогенеза по мере созревания корковых структур увеличивается кортикализация сенсорной функции и начинают осуществляться дифференцированный корковый контроль и тонкая регуляция сенсорных процессов на таламическом уровне. Развитие корково-подкорковых отношений в онтогенезе обеспечивает регуляцию степени и характера переработки информации на подкорковом уровне и тем самым модуляцию афферентного входа в кору.

Наряду со становлением проекционной сенсорно-специфической системы в онтогенезе складываются определенные межцентральные отношения, обеспечивающие целостное участие различных областей коры в осуществлении акта восприятия.

Специфика участия непроекционных областей в анализе стимула определяется конвергенцией различных входов. Задние ассоциативные области получают зрительную информацию, идущую по древнему ретино-текто-кортакальному пути через подушку зрительного бугра и задние ядра таламуса. У хищных эти области получают афферентацию и от ЛКТ. На эти области значительное влияние оказывают и неспецифические подкорковые структуры. Важное значение имеют их корково-корковые связи и, в частности, входы из проекционной области, показанные морфологическими и электрофизиологическими исследованиями.

Развитие межцентральных отношений во многом определяется созреванием нейронного аппарата ассоциативных областей, фор-

мирующихся в онтогенезе в течение более длительного периода, чем проекционные зоны. Хотя они закладываются в эмбриогенезе почти одновременно с первичными проекционными полями, развитие их в пренатальный период идет очень медленными темпами. К моменту рождения ребенка ассоциативные зоны характеризуются небольшой шириной коры, незрелыми нейронами небольших размеров, тонкими, почти не ветвящимися дендритами. Такое строение этих корковых зон свидетельствует о том, что в этот период они не могут играть большой функциональной роли. В течение постнатального онтогенеза площадь ассоциативных зон растет неравномерно. Очень бурный рост корковой поверхности этих областей наблюдается в первые месяцы жизни ребенка, второй скачок происходит между первым и вторым годом жизни, увеличение поверхности идет до 7 лет, а в некоторых лобных полях до 12 лет.

Афферентные входы ассоциативных областей созревают гетерохронно. На ранних сроках постэмбриональной жизни главенствующая роль принадлежит, очевидно, неспецифическому и ретино-тектальному входам.

У новорожденного ребенка ранние специфические компоненты ВП регистрируются строго локально в проекционной области коры. В этот период в непроекционных областях отмечаются лишь поздние колебания, исчезающие при повторении раздражителя. Эти компоненты максимально выражены в состоянии медленного сна. Позднее возникновение ответов, регистрируемых в непроекционной области коры у новорожденных, особенно их угашаемость и преимущественная выраженность в состоянии замедленного сна дали основание расценивать их как неспецифические. В отличие от неспецифических ответов взрослого, угасающих при многократных применениях стимула, угашение этих реакций у маленьких детей наступает очень быстро.

Сходными свойствами обладают ответы непроекционных областей коры у новорожденных котят, у которых реакции на афферентный стимул не являются локальными. У этих животных ответ супрасильвиевой извилины на электрическое раздражение зрительного нерва складывается к моменту рождения и представлен в виде длиннолатентной негативности.

Подобно тому как ответы непроекционных областей новорожденного ребенка максимально выражены во время сна, ВП, регистрируемые в ассоциативной области, как это характерно для неспецифических ответов, имеют, по данным Марти, наибольшую амплитуду при нембуталовом наркозе. Этот потенциал соответствует по временным характеристикам и послойному внутрикорковому распределению поздней негативности ВП проекционной коры, но значительно превышает ее по амплитуде. На основании сопоставления формы и латентных периодов ответов, регистрирующихся при стимуляции ЛКТ, задних ядер таламуса и верхних

бугров четверохолмия автор выдвигает предположение об отражении в этом потенциале специфической афферентации, поступающей по ретино-текто-таламо-кортикальному пути. О значимости входа древней проекционной системы в генерации ВП заднеассоциативных отделов мозга свидетельствуют и данные о том, что описанные выше быстро угасающие ответы теменной области новорожденных различаются по конфигурации и амплитудно-временным параметрам при действии сенсорных стимулов разных модальностей. Ответ на световую вспышку, регистрируемый у новорожденных в этой зоне, имеет большее сходство с поздними компонентами ответа проекционной зоны, что свидетельствует об отражении в них качественной специфичности стимула.

С 2—3-месячного возраста, когда в проекционной и ассоциативных областях мозга ребенка начинают регистрироваться многокомпонентные ВП, обнаруживается зависимость амплитуды поздней негативной волны (пиковая латентность 617—878 мс), имеющей наибольшую выраженность в центральной и теменной областях, от размера ячеек шахматного изображения. Это свидетельствует о включении ассоциативных областей в анализ специфических свойств зрительного стимула на очень раннем этапе онтогенеза. Исследованиями Т. Бауэра показано, что дети в возрасте 50—60 дней обладают константностью восприятия формы предмета, могут различать его ориентацию, разделяют наложенные фигуры. Поскольку эти операции оказывались возможными лишь при демонстрации реальных предметов и не осуществлялись при предъявлении слайдов, в которых сохранялись лишь проективные отношения между дифференцируемыми стимулами, автор приходит к заключению об участии в них параллакса движения и бинокулярного параллакса, что требует реализации совместной активности многих корковых областей.

Таким образом, уже с 2—3-месячного возраста анализ структурированных зрительных стимулов носит системный характер. Нейрофизиологической основой формирования этой специфической межцентральной системы являются, очевидно, существенные изменения в созревании нейронного аппарата ассоциативных зон. Выше уже указывалось, что в этот период у ребенка наблюдается чрезвычайно интенсивный рост поверхности ассоциативных областей. В экспериментальных исследованиях установлено, что у котят на сходном этапе развития ВП ассоциативных областей уже не облегчаются при введении нембутала. К концу первой — началу второй недели жизни нейроны ассоциативных областей коры приобретают способность реагировать сенсорно-специфическими реакциями на зрительный стимул, начинающий с этих сроков вызывать фазные реакции.

Система межцентральных отношений областей коры, принимающих участие в анализе зрительного стимула, начинающая

формироваться у ребенка в 2—3-месячном возрасте, претерпевает существенные перестройки в ходе онтогенеза. В 3—4 года ВП ассоциативных областей, возникающие в ответ на зрительные структурированные стимулы, обладают той же конфигурацией и реактивностью, что и ответы проекционных зон. Это относится не только к ответам задних ассоциативных областей — теменной и височно-теменно-затылочной, которые у многих обследованных детей этого возраста имели те же амплитудно-временные характеристики, что и ответы затылочной зоны, но в несколько меньшей степени и к ответам переднецентральных областей. Такое функциональное объединение, характеризующееся полным дублированием задними ассоциативными областями функции проекционной зоны, является отличительной чертой реактивности мозга детей 3—4 лет. С недостаточной зрелостью ассоциативных областей может быть связан ряд особенностей зрительного восприятия детей в этом возрасте. В исследованиях лаборатории Л. А. Венгера было показано, что отнесение формы предметов к заданным эталонам у детей в 4 года существенно отличается от выполнения этой операции у более старших детей. При соотнесении предмета с эталоном бóльшая часть детей 3—4 лет отличают отдельные признаки предмета, а не всю форму в целом; дети, безошибочно адекватно соотносившие форму предметов с эталоном, в этой возрастной группе не встречались.

Наши исследования с выработкой реакции различения изображений разной сложности показали, что в осуществлении этой операции детьми 3—4 лет имеются существенные отличия от старших дошкольников. Эти различия касались выработки эталона, используемого для оперативного опознания изображения в стабильных условиях опыта. У детей 3—4 лет такие эталоны вырабатывались только при использовании очень легко различимых (шахматных) или знакомых (лицевых) рисунков и не формировались при предъявлении сложных для дифференцировки вероятностных текстур.

Системная организация областей коры мозга ребенка, участвующих в анализе зрительных стимулов, существенно меняется в 6—7-летнем возрасте. На этом этапе развития формируется четкая специализация областей в осуществлении отдельных операций анализа зрительных стимулов. Фокусом максимальной реактивности при выделении элементов контура становится затылочная область, в которой изменяются компоненты P_{130} и N_{200}, что соответствует значимости этой зоны в начальных периодах анализа. Второй по значимости фокус реактивности при осуществлении этой операции располагается в центральной области, где изменения касаются компонентов, регистрирующихся в более позднем временном интервале (N_{200} и P_{250}). Наличие этого фокуса можно рассматривать как отражение участия центральной зоны в зри-

тельно-моторных реакциях, значимость которых, очевидно, возрастает на данном этапе развития. При анализе сложных зрительных стимулов наиболее реактивной в возрасте 6—7 лет становится височно-теменно-затылочная область, которая, как показал проведенный нами компонентный анализ ВП, обладает механизмами, сходными с теми, что вовлекаются в анализ элементов контура зрительной зоной.

Дифференцированное включение различных областей коры при предъявлении зрительных стимулов различной сложности свидетельствует об увеличении степени их функциональной зрелости. Из морфологических исследований известно, что к 7-летнему возрасту в основном заканчиваются рост поверхности ассоциативных областей и дифференцировка нервных элементов отдельных слоев коры. К этому возрасту наблюдается существенное улучшение перцептивных процессов: выбор эталонной фигуры из ряда подобных, подвергнутых трансформации, соотнесение предметов с эталонами. В наших исследованиях по выработке реакции различения зрительных изображений было показано более быстрое по сравнению с младшими дошкольниками формирование эталонов, позволяющих детям 6—7 лет быстро ориентироваться в предъявляемом наборе стимулов.

Большая дифференцированность функций различных областей, входящих в системное объединение при осуществлении отдельных операций анализа зрительного стимула, может, очевидно, лежать в основе существенного изменения константности восприятия. Известно, что у детей 3—4 лет распознавание фигур происходит вне зависимости от их поворота вверх или вниз. Сравнительное изучение константности восприятия фигур при отклонении их на различные углы от фронтальной плоскости у детей 3—4 и 6—7 лет показало уменьшение константности у детей старшего возраста. Аналогичные данные получены и в экспериментах на животных. У щенков сразу после прозревания наблюдается инвариантность к любому повороту фигуры, в то время как взрослые животные обладают лишь инвариантностью при повороте фигуры вокруг вертикальной оси, при повороте же фигуры вокруг горизонтальной оси инвариантность отсутствует.

Выявленное в наших исследованиях сходство активности затылочной и премоторной зон у детей 6—7 лет, вероятно, лежит в основе совершенствования перцептивных и опознавательных действий. Широкое и специализированное вовлечение в реакцию задних и передних ассоциативных областей коры может определять формирование с 6-летнего возраста сложных системных перцептивных действий, в основе которых лежит соотнесение с эталонами, имеющими не конкретное, как в возрасте 3—4 лет, а «общепринятое» значение, что создает предпосылки для построения адекватных образов любых новых объектов. В проведенных нами

психофизиологических исследованиях это проявилось в уменьшении различий в выработке эталона на легко опознаваемые (шахматные) и знакомые (лицевые) изображения, с одной стороны, и малознакомые вероятностные текстуры — с другой.

Анализ ВП при решении различных сенсорных задач показывает, что специализация различных областей у детей 6—7 лет наблюдается при осуществлении как начальных, так и заключительных актов восприятия, приводящих к принятию сенсорного решения. Так, при сравнении наличных стимулов наибольшим образом изменяется относительно ранний компонент P_{130} ответа затылочной области. При сравнении стимулов с выбранным эталоном и в ситуации неопределенности возникновения стимула преимущественно задействованной оказывается теменная зона, однако и в затылочной области при этих сенсорных задачах происходят изменения поздних компонентов ответа. Полученные данные свидетельствуют о том, что к 6—7 годам складывается сложная система межцентральных отношений, в которых затылочной области принадлежит существенная роль на всех этапах анализа изображений. Такая функция зрительной коры предполагается В.Д. Глезером на основании анализа особенностей рецептивных полей различных корковых зон, принимающих участие в анализе зрительного изображения. Поскольку форма и реактивность сложных рецептивных полей зрительной коры, имеющих как поли-, так и моносинаптические входы, варьируют в зависимости от условий стимуляции, автор считает, что они могут осуществлять сличение поступающей афферентной сигнализации и преобразованной в инвариантную форму информации возвращающейся из нижневисочной коры.

Дальнейшее усиление интегрирующей роли затылочной области наблюдается в возрасте 9—10 лет. При осуществлении операции выделения контура в этой зоне увеличивается реактивность ранней позитивной фазы ВП P_{130} и помимо этого возникает достоверное увеличение позднего компонента N_{300}, нереактивного у детей 3—4 и 6—7 лет. Эти изменения свидетельствуют о том, что в вызванной активности затылочной области усиливается отражение как начальных, так и поздних этапов анализа, которое в более младшем возрасте проявлялось только при предъявлении более сложных сенсорных задач. Второй фокус специфического реагирования в центральной области становится менее выраженным, чем у детей 6—7 лет. На этапе анализа зрительного стимула, соответствующем развитию компонента P_{250}, во время которого у детей 6—7 лет наблюдалось максимальное по сравнению с другими областями увеличение реактивности центральной зоны, возникает синхронное вовлечение в реакцию всех ассоциативных областей.

В 9—10-летнем возрасте наблюдаются существенные изменения соотношения амплитуд отдельных фаз ответа и соответственно

конфигурации ВП непроекционных областей. Если у детей 6—7 лет наиболее выраженным компонентом ВП теменной и височно-теменно-затылочной областей примерно в 50 % случаев была, как и в затылочной зоне, позитивность P_{130}, то к 9—10 годам доминирующим становится другой тип ВП, в котором наиболее высокоамплитудными компонентами являются N_{200} и следующий за ним P_{250}. Изменение конфигурации ВП и появление однозначности реагирования по поздним компонентам являются, с нашей точки зрения, показателем новой перестройки системной организации областей, включающихся в акт зрительного восприятия. Объединение задних и передних ассоциативных зон на этом этапе индивидуального развития принципиально отличается от их синхронной деятельности у детей 3—4 лет, когда они дублируют функцию затылочной области, принимая участие в начальных этапах обработки стимула, о чем свидетельствует сходство реактивности их ранних компонентов, и в частности P_{130}, являющегося доминирующим в ВП заднеассоциативных зон. В старшем же возрасте отмечается совместная деятельность различных корковых областей в реализации заключительных этапов обработки стимула, что приближается к зрелому типу реагирования.

Как показывают исследования И.Н.Зислиной и др., дефинитивный тип реагирования складывается к 15 годам, когда наиболее реактивным становится P_{200}. Отражение специфических свойств стимула в более поздних компонентах ответа может быть обусловлено удлинением процесса переработки информации в затылочной области за счет влияний, поступающих из заднеассоциативной коры. Увеличивающаяся в ходе онтогенеза специфичность влияний ассоциативных областей на переработку информации в зрительной зоне показана в экспериментальных исследованиях, проведенных на кроликах.

Таким образом, первым этапом в ходе становления системной организации областей коры, принимающих участие в акте восприятия, является объединение проекционной и ассоциативных зон при осуществлении начальных этапов анализа стимула, приводящих к выделению отдельных признаков сигнала. Этому этапу соответствует организация корковых областей у детей 3—4 лет. На втором этапе развития межцентральных отношений, характерном для детей 6—7-летнего возраста, возникает четкая дифференцированность функции различных областей как в начальных, так и более поздних операциях анализа зрительного стимула, что отражается в реактивности регионарных ВП. Следующему этапу развития системной организации мозга соответствуют межцентральные отношения, наблюдаемые у детей 9—10 лет. В этом возрасте начальные операции анализа предъявляемого изображения отражаются только в затылочной области, проявляясь в высокой реактивности компонента P_{130}. Участие ассоциативных областей в

начальных этапах анализа зрительного стимула в 9—10 лет является свернутым и не отражается в ранних компонентах их ВП. В этот период реактивность поздних фаз ответов различных областей коры свидетельствует об их взаимосвязанном участии в заключительных актах обработки зрительной информации.

Для дефинитивного типа межцентральных отношений, наблюдаемого у взрослых испытуемых, характерно дальнейшее свертывание начальных операций анализа стимула, что приводит к исчезновению зависимости ранней позитивности P_{130} от характера изображения и в продукционной зоне. Усиление выраженности и реактивности поздних фаз для ответа в этой области может рассматриваться как отражение становления единой системы, объединяющей проекционную и ассоциативные зоны при осуществлении сложного анализа стимула, учитывающего его многогранные связи с хранящимися в памяти эталонами и приводящего к категоризации и опознанию этого стимула.

Выявленные этапы становления системной организации мозга определяют особенности воспринимающей функции на разных стадиях индивидуального развития и смогут представлять основу для возрастной периодизации.

Имеющиеся в литературе данные свидетельствуют о том, что периоды бурного развития сенсорных функций характеризуются высокой пластичностью и повышенной чувствительностью к внешним воздействиям, вследствие чего они обычно рассматриваются как сенситивные. В сенситивные периоды снижаются пороги возникновения электрических ответов, создаются условия, позволяющие даже в течение довольно непродолжительных воздействий в пределах одного эксперимента менять соотношения реакций на стимуляцию доминантного и недоминантного глаза. Лишение притока сенсорной информации в эти сроки развития приводит к нарушению специфичности рецептивных полей и бинокулярного взаимодействия на нейронном уровне, ухудшает различение фигур в поведенческих экспериментах. У незрелорождающихся животных сенситивный период начинается с 3-й недели жизни, достигает максимума к 4—8-й неделе и постепенно угасает к концу 3-го месяца жизни. В связи с тем что с 3-й недели жизни начинается бурное развитие вставочных нейронов коры и формирование внутрикорковых связей, можно предполагать, что именно они обусловливают высокую пластичность функций в сенситивный период. Это предположение подтверждается тем, что у животных, выращенных в темноте, наибольшие изменения претерпевают вставочные нейроны, для которых отмечены уменьшение ветвлений дендритов и изменения свойств цитоплазмы и ферментной активности синаптических митохондрий. Анализ ответов на парные стимулы у депривированных животных выявляет уменьшение выраженности возвратного торможения.

У человека наиболее интенсивное развитие нейронного аппарата проекционной коры и системы межнейронных связей идет в первые месяцы жизни, что отражается в возникновении многокомпонентного ВП в 2—3-месячном возрасте. В эти же сроки резко увеличивается разрешающая способность зрительного анализатора (от 20/600 в 1 мес до 20/100 в 2 мес) и достигает уровня взрослого (20/20) к 6-месячному возрасту. По аналогии с исследованиями на котятах, у которых продолжительность сенситивного периода соответствовала периоду становления дефинитивного уровня остроты зрения, было высказано предположение о том, что у человека этот период охватывает первые полгода жизни. Это согласуется с клиническими данными о том, что наибольшая потеря остроты зрения (амблиопия) возникает у человека при врожденной катаракте. Однако имеются данные, что возникновение катаракты и в более поздние сроки приводит после ее удаления к развитию амблиопии, невозможности различать формы предметов. По данным этих авторов, сенситивный период продолжается до 3—5 лет.

Зрительное восприятие, будучи сложным системным актом, очевидно, определяется не только способностью к различению отдельных деталей, характеристикой чего является острота зрения. В восприятие включаются активационные процессы, механизмы памяти, мыслительные операции. Сенситивные периоды развития этих процессов различны. При применении условно-рефлекторных методик изучения высшей нервной деятельности ребенка показано, что критическими периодами для формирования сенсорных процессов является возраст 4—9 мес, для образования динамических стереотипов — 1,5—2 года, для формирования эмоциональных реакций — первые 3 года жизни, для развития высоких степеней обобщения в речевых реакциях — 4—5 лет. Множественность сенситивных периодов рассматривается Н. Н. Василевским как закономерность онтогенетического развития, отражающая разнообразие факторов окружающей среды, влияющих на становление адаптивного поведения.

Результаты наших исследований показывают, что в возрасте 6—7 лет ассоциативные области являются активированными по сравнению с таковыми у более старших детей. В эти сроки индивидуального развития наблюдаются сокращение временных параметров сенсорно-специфических и сенсорно-ассоциативных компонентов ВП, четкое отражение в их реактивности дифференцированного вовлечения непроекционных областей в осуществление различных операций анализа стимула. Это позволяет рассматривать период 6—7 лет как сенситивный для восприятия целостного образа, что определяется формированием системной организации зрительного восприятия. Поскольку в эти сроки индивидуального развития меняется не столько нейронная орга-

низация зрительной проекционной коры, сколько межцентральные взаимоотношения областей, включающихся в зрительную функцию, можно предположить, что в период 6—7 лет пластичность обусловливается этим типом связей.

Приведенные экспериментальные и литературные данные свидетельствуют о гетерохронии созревания в онтогенезе межнейронного внутриструктурного корково-подкоркового и межцентрального уровней зрительной системы, определяющей специфику процесса восприятия, а следовательно, и особенности взаимодействия организма со средой на разных этапах индивидуального развития.

Таким образом, формирование процесса восприятия наблюдается в течение длительного периода индивидуального развития. Совершенствование зрительной сенсорной системы характеризуется усложнением взаимодействия проекционной и ассоциативных областей коры, определяющим интеграцию различных этапов переработки зрительной информации на корковом уровне.

Бетелева Т. Г. Нейрофизиологические механизмы зрительного восприятия (онтогенетические исследования). — М.: Наука, 1983. — С. 118—138.

Н. В. ДУБРОВИНСКАЯ

ОСНОВНЫЕ ЭТАПЫ И НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ВНИМАНИЯ

Анализ процесса формирования внимания в ходе индивидуального развития позволил вычленить общие закономерности развития внимания и его возрастную специфику, характерную для отдельных этапов онтогенеза. Использованная модель угасания и растормаживания вызванного сенсорными стимулами ориентировочного рефлекса, или реакции (ОР) оказалась адекватной поставленной задаче. С ее помощью и при регистрации ряда компонентов ОР, в первую очередь коркового ЭЭГ-компонента, удалось вычленить как возрастные закономерности возникновения внимания к различным стимулам, так и особенности его поддержания при повторении сигналов, а также уточнить нейрофизиологические механизмы, определяющие эти процессы.

Сам факт длительного формирования внимания в ходе онтогенеза, учитывая корреляцию между сложностью функции и временем ее созревания, свидетельствует о высоком уровне организации этого психофизиологического акта. В то же время проявления процесса внимания при осуществлении различных форм интегративной деятельности обнаруживаются начиная с раннего периода

постнатального развития, что указывает на его выраженную возрастную специфичность. Эволюция внимания осуществляется путем последовательных количественных изменений имеющихся свойств и преобразований качественного характера, причем на каждом этапе онтогенеза эта функция в своем проявлении характеризуется достаточной надежностью и определяется принципом минимального обеспечения. Особенности внимания в различные периоды обусловливаются комплексом различных факторов: функциональными возможностями реагирующей системы (функциональное состояние, уровень и характер корковой активации), набором средовых воздействий, эффективность которых зависит от характера реактивности этой системы, особенностями структуры мотивационно-потребностной сферы и, что особенно важно, спецификой взаимодействия этих факторов.

Эти взаимодействия прослеживаются уже на ранних этапах онтогенеза, причем довольно четко, в силу того что система активации еще не отличается сложностью и многоуровневой иерархической организацией.

В период новорожденности, как было показано в исследованиях Д.А.Фарбер, возможно вычленить генерализованные эффекты мобилизации, обнаруживаемые по переходу от сна к бодрствованию. Однако диапазон раздражителей, вызывающих этот переход, еще довольно незначителен. Ведущим параметром, приводящим к возникновению ОР в этот период и в первые месяцы жизни, является интенсивность раздражения (или, более широко, количество стимуляции), причем эффективность этого параметра обнаруживается главным образом при его первом предъявлении. Мобилизационная готовность в этот период носит чаще оборонительную, реже — пищевую окраску. Связь первых примитивных ОР с оборонительной мотивацией обнаруживается и в исследовании эффектов новых стимулов на нейронном уровне. Первые проявления ОР мотивированы базовыми потребностями, вызываются ограниченным числом стимулов, характеризуются общим повышением функционального состояния и направлены на модуляцию протекания безусловно-рефлекторной деятельности.

В этот период уже выявляется важная роль одного из факторов, обусловливающих специфику внимания, — функционального состояния, которое является результирующей ряда состояний нейронных ансамблей и ультрамикроорганизаций нейронов. Как было показано, функциональное состояние коры больших полушарий новорожденных крайне неустойчиво и не может быть фоном, на котором возникают и разыгрываются процессы, связанные с вниманием. Неустойчивость функционального состояния в значительной степени определяется особенностями развивающихся нейронов — нестабильностью их фоновой активности, обусловливающей и нестабильность реакций. У новорожденных животных этому

соответствуют также спонтанные колебания уровня мембранного потенциала клетки. Зарегистрированное нами обратимое нарушение спайкового электрогенеза, обнаруживающееся и в зрелых нейронах при экстремальных условиях, может рассматриваться как особая форма адаптации, позволяющая длительно сохранять жизнедеятельность клетки. Уже на ранних этапах индивидуального развития эффект мобилизации (наиболее элементарное проявление ОР) реализуется в зависимости от характера взаимодействия восходящих активирующих влияний и состояния субстрата, воспринимающего эти влияния. Д.А. Фарбер было показано, что, несмотря на зрелость ретикуло-корковых связей с момента рождения, дефинитивный тип реакции активации на уровне гиппокампа и различных областей неокортекса проявляется гетерохронно и обусловлен степенью их функциональной зрелости. Значение функционального состояния реагирующей системы подчеркивается и тем фактом, что существенные изменения в проявлении ОР отмечаются у детей в возрасте 2,5 — 3 мес жизни и связаны с первым периодом стабилизации состояний спокойного бодрствования с соответствующими ЭЭГ-коррелятами.

Существенно, что функциональное состояние коры больших полушарий, оцениваемое по характеристикам ЭЭГ покоя, является проявлением определенной организации многих взаимодействующих процессов. Формирующаяся за счет циркуляции импульсов по таламо-кортикальным и корково-корковым связям ритмическая электрическая активность, претерпевая как качественные перестройки, так и количественные изменения в ходе индивидуального развития, постепенно приобретает черты пространственно-временной организации. Г. М. Фрид отмечено постепенное становление межполушарной когерентности (КОГ) с гетерохронией в каудо-ростральном направлении до дефинитивного состояния, характеризующегося наличием высоких значений функции КОГ между активностью симметричных точек различных областей обоих полушарий. Стабильность функционального состояния как необходимое условие оптимального реагирования сочетается с его изменчивостью (пластичностью). Это отражается в постоянстве среднего уровня КОГ как показателя тонуса коры и изменчивости спектров КОГ, отражающих динамику межцентральных отношений.

Лабильность спектров КОГ и других показателей межцентрального взаимодействия отличается, однако, от непостоянства функционального состояния в раннем онтогенезе, поскольку, как было показано, меняющиеся межцентральные отношения адекватны каждой конкретной ситуации и отражают высокие приспособительные возможности центральной нервной системы. Пространственно-временная организация находится как под субкортикальным контролем (периоды доминирования определенных фазовых

сдвигов), так и корковым (единая частота основного ритма и КОГ по пространству).

Следует отметить, что среди структур-регуляторов функциональной организации покоя по ЭЭГ-показателям выделяется лобно-гиппокампальный комплекс. У больных с поражением гиппокамповой формации в межполушарной КОГ отмечается патологическое усиление во всех отделах коры (кроме височных областей) связей по периодической составляющей, а внутри полушарий наблюдается резкий разброс фаз и рассогласование активности различных областей пораженного полушария. При лобных поражениях, особенно медиобазальной локализации, наблюдается общее снижение уровня пространственной синхронизации показателей асимметрии волн ЭЭГ, сочетающееся с ареактивностью больных к различным заданиям, особенно связанным с интеллектуальным напряжением.

Гетерохрония формирования и качественные преобразования пространственной организации ЭЭГ покоя в онтогенезе в наибольшей степени касаются ее основной ритмической составляющей — альфа-ритма, причем на обследованный нами возрастной диапазон приходится особенно существенный период становления этого ритма. Поэтому не случайно, что в наших исследованиях основные возрастные изменения ЭЭГ-характеристик внимания зависят от особенностей выраженности и организации альфа-активности в ЭЭГ. Параллельно с приближением основных характеристик альфа-ритма к дефинитивному уровню отмечается и становление зрелого типа ЭЭГ-выражения реакции активации как показателя привлечения внимания. Вначале эта дефинитивная форма реакции активации проявляется лишь в обнаруживаемом (начиная с 3—4-летнего возраста) уменьшении числа колебаний альфа-диапазона, которое нарастает по встречаемости и степени выраженности и с 7—8 лет сопровождается существенным снижением амплитуды, что характеризует истинную блокаду альфа-ритма.

Однако в ходе индивидуального развития меняются не только амплитудно-частотные характеристики ЭЭГ-реакции активации в альфа-диапазоне, но и ее топография. При визуальном анализе топографические изменения проявляются в виде все большей генерализации блокады альфа-колебаний по коре больших полушарий. Гистографическая обработка ЭЭГ дает возможность дифференцированно оценить локализацию наиболее реактивных частот при внимании тех, выраженность которых в этой ситуации наибольшим образом снижается. Показано, что их локализация приурочена к зоне расположения основного фокуса альфа-ритма — теменно-затылочной области. Эта приуроченность наиболее выражена в 6—7- и 9—10-летнем возрасте, нарушаясь в самой младшей возрастной группе и у школьников 1-го класса. У этих детей выявляется

более выраженная в младшем возрасте приуроченность реактивности дефинитивной направленности к центральным областям, что отражает существенную возрастную закономерность созревания как альфа-ритма, так и ЭЭГ в целом.

В 3—4-летнем возрасте наиболее выражен прецентральный фокус созревающего альфа-ритма, и его реактивность является ведущей при возникновении внимания. Будущий основной, теменно-затылочный фокус находится в латентном состоянии, его проявление можно обнаружить в этом возрасте при закрытых глазах испытуемого. Эти два фокуса проявляются независимо друг от друга и еще не организованы в единую систему. Доминирование каудального фокуса обнаруживается с 6 лет, что проявляется и по его преимущественной реактивности во время ОР в этой возрастной группе; при этом следует отметить, что наиболее реактивной частотой является 9 Гц. Существенные возрастные преобразования приурочены к возрасту 9—10 лет. Наряду с возрастающей реактивностью теменно-затылочного фокуса отмечается и генерализованное вовлечение в реакцию различных областей коры больших полушарий, что проявилось в наших исследованиях в наличии во всех регистрируемых зонах единой реактивной частоты 10 Гц, представленность которой при ОР существенно снижается; достоверные изменения такого характера обнаруживаются и в передних отделах. Эти изменения отражают становление общей реактивной системы в коре больших полушарий, в которой фокусы альфа-ритма становятся взаимосвязанными за счет регулирующих влияний, выражением чего и является общая, наиболее реактивная в ситуации неопределенности при внимании альфа-частота 10 Гц — генерализованный компонент.

Некоторый сбой в развитии этой общей закономерности в 7—8-летнем возрасте, очевидно, связан с рядом существенных перестроек, приуроченных к данному периоду онтогенеза. Немаловажным фактором является и переломный момент в развитии ребенка, совпадающий с началом школьного обучения, влияющий на характеристики ЭЭГ, а также преобразования чувствительности и реактивности системы активации, о которых будет сказано ниже. Во всяком случае, такие перерывы непрерывности еще раз подтверждают положение о том, что формирование функций в ходе индивидуального развития не является линейным процессом, а представляет собой взаимосвязанные этапы количественных изменений и качественных преобразований и перестроек, приобретающих иногда видимость остановок или даже некоторого регресса в развитии. В данной возрастной группе возникшие перестройки проявились в перераспределении реактивности частот альфа-диапазона и во включении в реакцию переднецентрального фокуса альфа-активности, функционирующего на более ранних этапах онтогенеза.

Параллелизм в формировании организации систем спокойного бодрствования и внимания представляется существенным. Он свидетельствует не только о хорошо известной зависимости реакции от фона, но и подчеркивает активный характер состояния покоя как результата интегральной оценки внешней и внутренней среды организма на данный момент времени. При этой оценке (анализ обстановочной афферентации, в частности) в латентной форме происходят те же процессы, которые вовлекаются при состоянии внимания, — переработка информации о соотносительной значимости различных компонентов ситуации с формированием определенной установки. Благодаря осуществлению этих процессов в покое возникновение и оценка возникающих рассогласований при действии внешних стимулов (в эксперименте) становятся более дифференцированными и обусловленными даже при первом предъявлении раздражителя комплексом факторов.

Наряду с особенностями локализации реактивных изменений в различных областях коры больших полушарий в исследовании выявилась и перестройка их латерализации, особенно отчетливо при сравнении данных, полученных на детях 6—7 и 9—10 лет. Если у старших дошкольников основной фокус реактивности при внимании имеет правополушарную локализацию, то в старшей возрастной группе он перемещается в левое полушарие. Возрастающая роль левого полушария в процессе индивидуального развития хорошо известна и у человека обычно связывается с формированием речевой функции и вербально-логического мышления, оперирующего более отвлеченными абстрактными категориями — относительными признаками раздражителей.

Однако связь формирующейся латерализации функций с речью, по-видимому, не обязательна: в последнее время благодаря серии работ лаборатории, руководимой В.Л. Бианки, принцип латерализации функций был распространен и на интегративную деятельность животных. В обобщающей работе этого направления приводятся данные, свидетельствующие о том, что анализ и обработка относительных признаков (на моделях рефлекса на отношение, переноса условных рефлексов, опознания стимула при различных модификациях), особенно в затрудненных условиях, непременно осуществляются с вовлечением левой гемисферы. Можно думать, что основным фактором, определяющим функциональную латерализацию процессов переработки информации, является качество анализируемого признака вне зависимости от того, в какую функцию он включен: чем он более абстрактен, чем сложнее его обработка и выше значимость для принятия решения, тем с большей вероятностью можно ожидать включения в реакцию левого полушария. Поэтому латерализация функций для разных задач и видов деятельности может иметь в каждом случае свою специфику.

Имея в виду все вышесказанное, можно полагать, что выявившееся в наших исследованиях преимущественное вовлечение в реакцию при внимании у детей 9—10 лет левого полушария является свидетельством того, что механизмы ОР начинают включаться в анализ и оценку не только конкретных характеристик стимулов, но и присущих им более отвлеченных, абстрактных признаков.

Подтверждением этой направленности онтогенетического развития внимания служит изменение с возрастом соотносительной эффективности эмоциональных и нейтральных стимулов для вызова и поддержания внимания в пользу последних. В 3—4 года различия в эффективности этих стимулов четко не прослеживаются; это обусловлено, видимо, чрезвычайно выраженным в данном возрасте предпочтением новизны, как таковой, что приводит к повышению реактивности системы к тонам — нейтральным стимулам, но предъявлявшимся первыми в эксперименте. В 6—7 лет количество реакций дефинитивной направленности в альфа-диапазоне на эмоционально значимые стимулы преобладает в правом полушарии (74 %), в 7—8 лет — в левом (71 %), превышая таковое на нейтральные. Только к 9—10 годам устанавливаются обратные соотношения, и эффективность нейтральных стимулов для вызова и поддержания внимания приближается к имеющейся у взрослых. Таким образом, до 7—8-летнего возраста включительно преобладает эффективность эмоционально значимых стимулов. При этом важно отметить, что если у дошкольников это преобладание отчетливо проявлялось в правом полушарии, то у школьников 7—8 лет оно наблюдается в левой гемисфере, что может свидетельствовать при учете функциональной гетерогенности полушарий о наличии помимо непосредственного восприятия эмоционально значимого стимула процесса вычленения в нем и других, более отвлеченных свойств.

Подтверждение этого предположения можно найти в результатах работ, исследовавших эффекты влияния эмоционально значимых стимулов на особенности их восприятия по показателю ВП в возрастном аспекте. У детей 6—7 лет были выявлены существенные различия в компонентах ВП зрительной проекционной области в ответ на стимулы, одинаковые по физическим характеристикам, но отличающиеся по эмоциональной окраске (схематические изображения лица, составленные из набора одинаковых элементов, взаимное расположение которых придает ему веселое или сердитое выражение). В 7—8 лет эти различия сглаживаются, что обнаруживается и при лонгитудинальных исследованиях, однако при сравнении эффектов всех стимулов различия в ВП были больше выражены в левом полушарии, особенно у высокоэмоциональных детей. Подтвердилось предположение о том, что данные, полученные на этой возрастной группе, отражают не столько снижение общей эмоциональности с возрастом (хотя оно имеет мес-

то), сколько иной, более опосредованный характер восприятия эмоционально значимых событий. Предъявление тех же раздражителей, но представляющих согласно инструкции лицо учительницы, привело к появлению отсутствовавших в основных экспериментах выраженных различий на эти стимулы.

Одним из важных показателей развивающейся способности к выделению и оценке широкого набора признаков раздражителей является возможность оперирования такими существенными для процесса внимания категориями, присущими стимулам, как новизна и значимость, среди которых особенно выделяется последняя.

В предыдущих главах не раз отмечалось, что основным фактором, первично обусловливающим значимость того или другого раздражителя или его отдельных признаков, проявляющихся в каждой конкретной поведенческой ситуации, является доминирующая потребность. Если на самых ранних этапах онтогенеза ОР был тесно связан с основными базовыми потребностями, то по мере развития происходило его все большее обособление, вернее, формирование связи с другой категорией потребностей, главным образом потребностью в познании, в притоке информации, которая проявляется с того момента индивидуального развития, когда ОР начинает включаться в процесс восприятия и анализа нового стимула.

Проведенное нами исследование эффектов влияния познавательной мотивации на характеристики внимания показало, что выраженность познавательной мотивации определяет показатели объема внимания и способности к его распределению. Особенно существенно, что у детей 7—8 лет с высоким уровнем познавательной мотивации выявилось преобладание процента реакций блокады альфа-ритма в ответ на нейтральный раздражитель (тон) в левом полушарии, не отмеченное при меньшем уровне мотивации и сходное с тем, что наблюдается в старшей возрастной группе (у 9—10-летних детей). На основе этих данных можно полагать, что у выделенной группы детей обнаруживается возможность вычленения информационной значимости стимула, а также оперирования ею в динамике внимания: именно в группе первоклассников (по сравнению с дошкольниками) удалось наблюдать перестройки вызванной активности, адекватные градациям информационной значимости одинаковых по физическим характеристикам простых зрительных стимулов — вспышек света. Дошкольники улавливали наиболее значимые моменты серии стимулов — начало и конец, но это отношение не становилось постоянной стратегией и не сопровождалось дифференцированной оценкой других компонентов системы — менее значимых раздражителей, расположенных в середине ряда.

Выделение информационной значимости стимула и более дифференцированная оценка ее градаций, происходящие в исследованный период онтогенеза, обусловливают возникновение ряда рассогласований. Последние, приводя к появлению и поддержанию внимания, обеспечивают пролонгирование операций по обработке стимулов (умение выделить в знакомом новое и значимое), что ведет к более полному познанию ситуации. Этот факт также указывает на связь процесса внимания с познавательной потребностью и на важную роль, которую оно начинает приобретать у старших школьников. Берлайн выделяет в структуре познавательной потребности, по крайней мере, 2 категории (perceptual and epistemic curiosity), что можно перевести как стремление к ощущениям и стремление к познанию (знанию) при всем широком содержании этого понятия. Можно думать, что в старшей возрастной группе внимание начинает проявляться в зависимости от второй, более зрелой категории потребности и модулировать определяемую ею интегративную деятельность.

При этом не только привлечение внимания получает более широкую обусловленность за счет расширения состава признаков, могущих вызывать ОР, но и поддержание внимания при действии системы раздражителей становится более длительным и закономерно отражает градации новизны и значимости, что проявляется в отмеченном нами формировании организованного хода процесса угасания ОР с возрастом. Таким образом, только к 9—10 годам жизни процесс внимания приобретает характеристики, близкие к дефинитивным, и близкую к дефинитивной функциональную значимость. Этот факт длительного становления столь важной психофизиологической функции, подчеркивая сложность ее внутренней организации, ставит вопрос о форме проявления и функциональной значимости процесса внимания на более ранних этапах индивидуального развития.

Показано, что как у 3—4-летних, так и у 6—7-летних детей предъявляемые стимулы эффективны для вызова ОР по вегетативным показателям: замедление частоты сердечных сокращений (ЧСС), кожно-гальванической реакции (КГР) и по ЭЭГ-критериям. Однако формы проявления реакции активации в ЭЭГ существенно отличны. В дошкольном возрасте чаще обнаруживаются вовлечение в реакцию тета-диапазона и иная направленность изменений в диапазоне альфа — экзальтация альфа-волн. Как отмечалось, такие особенности ЭЭГ присущи эмоциональному реагированию, которое в ответ на новые стимулы проявляется с 2—3-месячного возраста (комплекс оживления). Высокая чувствительность в дошкольном возрасте к эмоционально значимым стимулам хорошо известна и выявилась в наших исследованиях в виде большей эффективности этих раздражителей по сравнению с нейтральными. По-видимому, для дошкольного возраста в проявле-

ниях внимания существенный вклад принадлежит активации эмоционального характера. Действительно, в 4-летнем возрасте обнаруживается очень высокая степень предпочтения новых стимулов, новизна обладает повышенной привлекательностью.

На основе некоторых данных можно думать, что это связано с возрастными особенностями участия в системе активации гиппокампальных структур. Показано, что так называемая реакция спонтанного чередования — выбора всегда нового действия из двух возможных — обусловлена функциональным созреванием гиппокампа. В онтогенезе человека реакция спонтанного чередования возникает скачком в возрасте 4—4,5 лет; предполагается, что с этого времени начинает полноценно функционировать гиппокамп, цитоархитектоническое формирование которого заканчивается к 2—4 годам. В наших исследованиях, так же как в работе Джефрея и Коэн, большинство детей младшей группы (62,5 %) обнаружили эффект спонтанного чередования, остальные оказались «позиционерами» и выбирали в поисках спрятанного шарика все время одну и ту же коробочку. Резкое сокращение в период от 3 до 8—9 лет количества стереотипных решений логических задач, требующих экстраполяции направления перемещения раздражителя, обнаружено в исследованиях Л. В. Крушинского и соавторов. Анализ данных привел авторов к заключению о важной роли функционального созревания лобных отделов коры в этих процессах. Можно также думать, что уменьшение стереотипных решений является прямым результатом включения в интегративную деятельность гиппокампа. Роль созревающих лобных областей может заключаться в том, чтобы обеспечивать гиппокампально обусловленному непосредственному предпочтению новизны опосредованный характер за счет модулирующих и регулирующих влияний на этот процесс, основой формирования которых является более полный и разносторонний анализ ситуации.

Эмоциональная активация в ответ на новые стимулы в дошкольном возрасте, не приводящая к высоким степеням эмоционального возбуждения, тем не менее характеризуется присущей эмоциональному реагированию генерализацией, гиперкомпенсаторными сдвигами, имеющими приспособительный характер, что подтверждается в наших исследованиях значительной выраженностью вегетативных компонентов ОР и их большей стойкостью по сравнению с корковым компонентом. Для возникновения эмоциональной активации характерна ситуация дефицита информации о стимуле. Отмеченная в наших исследованиях затрудненность выделения информационных характеристик стимула в дошкольном возрасте объясняет повышенную эмоциональность детей 3—6 лет. Особенности, свойственные включению в реакцию эмоциональной активации: генерализованность, недифференцированность — согласуются с возрастной спецификой функционирова-

ния воспринимающей системы мозга у 3—4- и 6—7-летних детей. Скачок в ее развитии приурочен к старшему дошкольному возрасту и проявляется в смене генерализованного вовлечения в реакцию на сложные зрительные стимулы различных областей коры их специализированным участием в процессах восприятия и анализа изображений.

Этому качественному сдвигу соответствует и большая дифференцированность реагирования на новые стимулы в системе ОР — появление, наряду с увеличением медленных волн и экзальтацией альфа-колебаний, реакций блокады альфа-ритма, главным образом в каудальных отделах правого полушария При этом, по данным З.В.Денисовой с соавторами и П.В.Тараканова, в 6—7-летнем возрасте формируется межполушарная асимметрия при эмоциональном реагировании и правое полушарие становится ведущим в контроле эмоционального поведения. Степень контроля возрастает в ходе индивидуального развития, и эмоции у более старших детей (7—8 лет), как было показано выше, начинают вплетаться в структуру более совершенной познавательной деятельности. Можно предполагать, что начиная с младшего школьного возраста включается и развивается постулированная П.В.Симоновым зависимость эмоционального реагирования от вероятностных характеристик, полноценно проявляется информационная природа эмоций, так как способность к вероятностному прогнозированию также постепенно формируется в онтогенезе.

Таким образом, смена ведущих систем активации в ситуации внимания приурочена в онтогенезе к возрастному периоду 6—8 лет. Можно полагать, что этот физиологический механизм лежит в основе выявленного расхождения категорий предпочтения и внимания с 7-летнего возраста с обособлением последней к 10 годам. В нашей работе показано, что именно в этот период прогрессивно нарастают встречаемость и выраженность блокады альфа-ритма, снижается эффективность непосредственной эмоциональной значимости стимула для привлечения внимания. В ходе угасания ОР в 10-летнем возрасте отмечаются случаи сохранения ЭЭГ-реакции активации при отсутствии (угашении) вегетативных компонентов. Этот факт, отмеченный у взрослых, отражает продолжающуюся «умственную» активность, что аналогично «перенесению поиска в сферу нейрональных моделей» и перебору различных гипотез и экстраполяции, осуществляющихся во внутреннем плане. Важными факторами, обусловливающими выявленные в 9—10-летнем возрасте изменения в возникновении и направленности активирующих влияний при ОР, являются формирование мышления ребенка, смена этапов развития которого приходится на 7—8 и 11—12 лет, и установление двусторонних связей нового уровня анализа и интеграции с системой активации.

Рассмотрение процесса эволюции внимания на основе полученных данных еще раз подчеркнуло его иерархическую системную организацию с выраженным взаимодействием слагающих эту систему компонентов. Мы уже упоминали о значении функционального созревания воспринимающей системы мозга для проявлений внимания. Подтверждения этого положения получены и в наших экспериментальных исследованиях. Показано, что формирование фазно-специфических реакций нейронов гиппокампа, кодирующих параметры раздражения, является важным фактором, обусловливающим проявление динамики ОР зрелого типа. Однако оказалось, что одного этого фактора недостаточно и критическим моментом является становление процессов переработки информации на корковом уровне, которое, по данным Т.Г. Бетелевой, завершается к 3-недельному возрасту, когда оформляются вторичные периоды активирования в составе вызванных реакций нейронов, отражающие функционирование сложных рецептивных полей, а реакции приобретают специализированный характер. Это находит свое отражение в специфике кортико-гиппокампальных влияний, которые характеризуются диффузными эффектами в первые 2 недели жизни животного, а затем вызывают в гиппокампе ответы определенной пространственно-временной конфигурации и модулируют вызванные афферентным стимулом реакции в направлении подчеркивания и выявления их специфических свойств. Становление взаимодействия анализирующей системы и системы активации, пластичность функционирования корково-гиппокампальных связей при осуществлении этого взаимодействия существенно повышают функциональные возможности ориентировочной реакции.

Таким образом, уже в формировании ОР на простые физические характеристики стимулов проявляется значение становления специфичных селективных свойств и их управления со стороны высших центров (в данном случае — неокортекса) за счет возникновения импульсов рассогласования. Интересно, что в электрофизиологических исследованиях, проведенных на человеке, выявлен ЭЭГ-коррелят этого процесса в виде так называемой негативной волны рассогласования, возникающей при изменении параметров повторяющегося стимула и локализующейся преимущественно в проекционной зоне коры больших полушарий и в лобных отделах.

Следующий уровень организации внимания осуществляется путем анализа и оценки категории значимости. Значимость часто выступает как сигнальность, а эта последняя характеристика оценивается в контексте наличного поведения, в вероятностной среде взаимосвязанных событий. Оценка этой взаимосвязи, последовательности стимулов, их временной приуроченности приобретает сигнальное значение в поведении. Мы уже приводили литератур-

ные данные, показывающие, что ответы нейронных систем гиппокампа отражают именно эти характеристики стимуляции. Помимо этого известно, что гиппокамп причастен к организации реакций на события с малой вероятностью возникновения, которые также в определенном контексте могут быть высоко значимыми. В литературе имеется мало работ о характере реактивности гиппокампа человека по ЭЭГ-показателям. В этой связи интересны данные Арнольдса с соавторами. Показано, что, несмотря на выявленную небольшую связь спектральных характеристик тета-активности со скоростью осуществления двигательных актов, наибольшие и достоверные изменения спектрограмм обнаружены при сугубо человеческих формах деятельности: письме и особенно вербальном задании, в промежутке между вопросом и ответом.

Существенным моментом, выявившимся в экспериментах на животных, является зависимость реактивности гиппокампа на значимые, вероятностно и поведенчески обусловленные события от его связей с неокортексом. Так, мы опять неизбежно приходим к роли коркового контроля и в этих процессах, связанных с вниманием.

В связи с ролью корковой регуляции параметра значимости представляется необходимым рассмотреть участие разных отделов коры в оценке значимости на разных этапах онтогенеза. Зависимость функционирования определенных областей коры больших полушарий от разных аспектов значимости стимулов хорошо известна. Начало исследования этого вопроса относится к открытию Уолтером так называемой волны ожидания (CNV), функциональная значимость которой тесно связана с вниманием, но включает в себя и оценку последовательности и момента возникновения значимого стимула, обусловливая адекватный на него ответ. Волна ожидания локализуется у взрослых преимущественно в лобной области. Интересно, что этот феномен не обнаруживается у детей до 3-летнего возраста, с 3 до 7 лет волна ожидания крайне неустойчива и имеет небольшую амплитуду, что связывается с неустойчивостью внимания и склонностью к отвлечениям в этом возрасте, а в 8—15 лет в 50 % случаев соответствует по своим параметрам таковой взрослых. С 12-летнего возраста наблюдается перемещение волны ожидания из каудальных в переднецентральные отделы коры, где она локализуется и у взрослых. По данным Чиаренца с соавторами, формирование дефинитивных характеристик CNV определяется функциональным созреванием ассоциативных областей и коррелирует с более глубоким пониманием детьми сущности предъявленной задачи.

Другим важным ЭЭГ-коррелятом оценки значимости стимула являются поздние компоненты ВП (развивающиеся после 100 мс от момента предъявления стимула), реактивность которых исследовалась в зависимости от состояния внимания субъекта, вероят-

ностных характеристик стимула, его релевантности, прогноза испытуемого. Поздние волны ВП оказались чрезвычайно чувствительными к перечисленным характеристикам стимула, почему и были охарактеризованы как «связанные с событиями потенциалы». Локализация реактивных изменений поздних волн ВП в основном приурочена к ассоциативным областям коры больших полушарий. Интересно, что среди поздних волн ВП выделяется негативная волна, появляющаяся или значительно возрастающая по амплитуде в переднецентральных отделах неокортекса при предъявлении сигналов с малой вероятностью. Эта негативность, как нам представляется, вполне может быть отражением восходящей гиппокампальной посылки в кору больших полушарий.

Поздние компоненты ВП длительно формируются в ходе индивидуального развития и зависят в своем появлении от становления системной организации ряда функций с вовлечением ассоциативных областей неокортекса. В период формирования поздних волн ВП увеличиваются их дифференцированность и специализация, меняются состав и локализация, что указывает на возрастающее вовлечение лобных областей коры в анализ различных аспектов стимула. В характеристиках поздних волн отражается также появление с возрастом новых систем категоризации событий. При привлечении внимания к стимулу с помощью различных инструкций в интервале от 7—8 до 13—15 лет нарастает реактивность поздней негативности ВП к сигнальному стимулу и растет число случаев вовлечения в эти изменения лобных отделов коры.

Сходная направленность возрастных изменений при восприятии значимых стимулов отмечается и в показателях пространственной синхронизации, существенные сдвиги которой отмечаются с 7-летнего возраста. У детей 7 лет в ответ на значимый стимул усиливаются по сравнению с реакцией на индифферентный раздражитель корреляционные связи биопотенциалов лобной и центральной областей левого полушария; у 6-летних детей не обнаруживается ни столь существенного различия между эффектами стимулов разной значимости, ни выраженного преобладания фокуса активности в переднецентральных отделах левого полушария.

В исследованиях В.В.Алферовой, изучавшей особенности и топографию корреляционных связей разных областей коры обоих полушарий при повторном предъявлении детям 5—11 лет словесной команды «Внимание!», выявлены важные возрастные закономерности. Показано, что с возрастом диффузно представленные по коре корреляции заменяются четкими фокусами взаимосвязанной активности (специализация). Стойкость связей при повторении команды увеличивается, свидетельствуя о возрастании способности к поддержанию внимания.

Особый интерес представляет локализация фокусов взаимосвязанной активности как внутри полушарий, так и по полуша-

риям. Если в 5 лет связи диффузны, то в 6-летнем возрасте формируется взаимодействие заднеассоциативных областей с проекционными в правом полушарии. В 7 лет помимо заднего фокуса взаимосвязанной активности обнаруживается концентрация корреляционных связей в переднецентральных отделах, которая в ситуации словесной инструкции характеризуется невыраженным и лабильным полушарным предпочтением. В 10—11-летнем возрасте выделяются обособленные фокусы — передний и задний — в левом полушарии. Таким образом, активация внимания проявляется в мобилизации свойственных возрасту функциональных возможностей — перцептивных на новом системном уровне в 6 лет и перцептивно-логических особенно в 10—11 лет с возрастающим участием лобных областей коры.

Существенно, что в этом же возрасте помимо усиливающегося вовлечения передних отделов коры в организацию внимания растет эффективность их регулирующих влияний на систему активации, что проявляется интенсивным и специализированным облегчающим эффектом на сенсорную функцию, обусловленным внешней словесной инструкцией, и отражающим эффект произвольного внимания. Существенно, что в 9—10-летнем возрасте облегчение в этой ситуации затрагивает в каждой корковой зоне именно те процессы и проявляется в тех компонентах ВП, которые наибольшим образом характеризуют основную функцию этих областей неокортекса в общей системе интегративной деятельности мозга. Как показали наши исследования, произвольное внимание значительно совершенствуется в возрастном диапазоне от 3 до 10 лет, претерпевая скачок в развитии к 6—7-летнему возрасту.

В оценке онтогенетических особенностей внимания важная роль принадлежит результатам нейропсихологических исследований. Данные, полученные на больных с поражением лобных отделов мозга, показали, что в этом случае существенно страдает не только выделение параметра значимости, но, в особенности организация реакций в соответствии с этим параметром, осуществляющаяся посредством регуляции процесса внимания. Эта двойственная функция лобных долей — вовлечение в высшие формы анализа и интеграции и осуществление также высших форм регуляции и управления — является ключевым фактором организации внимания, а организованность этого процесса представляется одной из самых существенных его характеристик.

В наших исследованиях отражением степени организации внимания выступила динамика угасания повторяющегося стимула по показателю ЭЭГ-реакции активации. В интервалах от 3 до 7 лет и от 7 к 9—10 годам происходило развитие упорядоченного хода угасания, при котором интенсивность реакции активации во времени (по мере применений) становилась адекватной меняющимся категориям новизны и значимости (эффект регуляции). По-

вторные периоды активации (управляемая волнообразность) являлись при этом отражением последовательных этапов более глубокого анализа раздражителей. Как показали наши экспериментальные исследования, критическим моментом формирования управляемого ОР по показателю угашения — растормаживания нейронных реакций является период структурного и функционального созревания нисходящих корковых влияний, несущих проинтегрированную информацию. Эти влияния реализуются путем включения различных систем активации (среднемозгового, таламического, гиппокампального уровней). Они оказывают на неокортекс, в свою очередь, восходящие активирующие и модулирующие влияния различного качества благодаря циклическим связям коркового уровня с этими системами.

В функциональном плане в соответствии с результатами обработки и оценки информации в проекционно-ассоциативном комплексе неокортекса запускаются механизмы генерализованной и, что особенно важно, локальной активации. Эффекты локальной активации в большей степени обусловлены функционированием корково-таламических и корково-гиппокампальных связей, причем как в фило-, так и в онтогенезе источник запуска этих связей перемещается к высшим интегративным центрам каждого уровня организации, на завершающем этапе эволюции — к лобным отделам коры.

Если вовлечение генерализованных механизмов активации совершается с включением по кортикофугальным связям ретикулярных активирующих механизмов, то избирательная активация, сопровождающая развертывание когнитивных процессов, требует целостности лобно-таламической системы. Функциональный смысл восходящих влияний, запускаемых этой системой, состоит в подавлении реакций на незначимые стимулы, что приводит к относительному повышению реактивности к значимым сигналам. Наряду с этим предполагается функционирование другого механизма, приводящего к активному облегчению посредством локальной активации тех систем, которые участвуют в опознании и анализе значимого стимула.

Данные ряда работ позволяют полагать, что одним из компонентов этой усиливающей системы могут быть лимбические структуры, и в частности гиппокамп, стимуляция которого приводит к облегчению компонентов корковых ВП и ассоциативных перестроек в реакциях нейронов коры больших полушарий. Результаты наших исследований эффектов модуляции корковой вызванной активности со стороны гиппокампальных структур подтвердили это положение и показали, что при раздражении специфических отделов гиппокампа, больше связанных с корковым входом, наблюдается избирательное облегчение поздних волн ВП, связанных с переработкой информации.

Суммируя все перечисленные данные, можно заключить, что организация внимания в ходе индивидуального развития существенным образом зависит и определяется функциональным созреванием лобных отделов мозга, запускающих и регулирующих отдельные, связанные с ними системы активирующих влияний различного качества, как генерализованные, так и локальные по своему эффекту.

Качество и интенсивность возникающей активации, ее распределение во времени, приуроченность к различным процессам адекватны характеру выполняемой деятельности, что свидетельствует о наличии хорошо организованной системы управления, располагающей результатами многопараметрического анализа, обработки и оценки всех аспектов стимуляции и различных характеристик содержащейся в ней информации.

Следует остановиться и на возрастных особенностях внимания у детей старшей группы. Уже отмечалось, что в характеристиках произвольного внимания к этому возрасту наблюдаются существенные изменения количественного характера. В то же время результаты физиологического эксперимента выявили и значительные качественные перестройки, связанные прежде всего с показателями организации внимания.

Поскольку выявленный в этом возрасте упорядоченный многофазный ход угашения предположительно отражает выдвижение и оценку гипотез относительно стимула, можно думать, что в поддержании и динамике внимания в этом возрасте существенную роль начинают играть (наряду с внешними стимулами и словесной инструкцией) собственные внутренние механизмы, когда сам испытуемый ставит вопросы и задает деятельность. По-видимому, возрастные преобразования. происходящие к 9—10 годам жизни, отражают появление и развитие волевого и послепроизвольного внимания, весьма существенного для учебной, профессиональной и творческой деятельности человека. Нужно отметить высокую информативность использованной в исследовании модели изучения внимания. <...>

Таким образом, проведенное исследование выявило основные тенденции в развитии внимания в период от 3 до 10 лет: его кортикализацию, интеллектуализацию и совершенствование организации; основные факторы и физиологические механизмы, обусловливающие формирование внимания, а также характер системной организации мозговых структур, включающихся как в реализацию этого процесса, так и в его регуляцию.

Дубровинская Н. В. Нейрофизиологические механизмы внимания: онтогенетическое исследование. — Л.: Наука, 1985. — С. 111—126.

М. М. БЕЗРУКИХ

МЕХАНИЗМЫ МЕЖУРОВНЕВОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ПРИ ПОДГОТОВКЕ К ДВИГАТЕЛЬНОМУ ДЕЙСТВИЮ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ФОРМИРОВАНИЯ НАВЫКА В СВЕТЕ УЧЕНИЯ А.А.УХТОМСКОГО О ДОМИНАНТЕ

Организация движений (под организацией мы понимаем «совокупность процессов... предваряющих и обусловливающих выполнение требуемого движения») выстраивается в онтогенезе и в процессе формирования навыка не только как система взаимодействий внутри каждого уровня, но и как система взаимодействий между разными уровнями многокомпонентной иерархически организованной системы, направленных на решение определенной двигательной задачи.

По А.А.Ухтомскому, «явления центральной иннервации характеризуются чрезвычайно сложными отношениями как между отдельными частями самой центральной нервной системы, так и теми периферическими влияниями, которые постоянно вмешиваются в те или другие отправления последней. Когда мы наблюдаем какое-либо координированное движение, отличающееся в то же время большой точностью и тонкостью в своем выполнении, мы должны предположить очень тонкие и сложные отношения между всеми частями нервной системы, участвующей в произведении данного акта».

Тонкость и сложность взаимоотношений между центральными и периферическими звеньями многоуровневой системы организации движений наиболее ярко и четко проявляются при анализе взаимодействия этих звеньев в процессе подготовки к двигательному действию на разных этапах его формирования. А.А.Ухтомский считал, что «готовность к определенной реакции... и есть выражение доминанты, перенесенной в данный момент на определенные центры.

В этих центрах вначале возбуждение так слабо, что соответствующее внешнее выражение этого возбуждения в мускулатуре может и не получиться вплоть до того момента, как индифферентные импульсы начнут суммировать возбуждение в «подготовительном приборе» и выявят его доминантное значение в текущей реакции». Именно этот подход определил выбор тех аспектов комплексной проблемы организации и регуляции произвольных движений в онтогенезе и на разных этапах формирования навыка, которые мы представляем в данном сообщении.

Для изучения системной организации двигательной деятельности требуется соответствующий системный анализ совокупности процессов, происходящих в центре и на периферии, что осу-

ществляется при одновременном использовании электроэнцефалографии и электромиографии. Анализ временной организации и синхронизации комплекса физиологических показателей широко используется в современной физиологии.

В наших исследованиях при изучении организации двигательного действия в младшем школьном возрасте для регистрации, обработки и анализа биопотенциалов мозга и мышц был выбран предварительно экспериментально апробированный и отработанный на детях метод спектрального когерентного анализа так называемой огибающей электромиограммы (ОЭМГ). Проводились одновременная регистрация по общепринятым методикам и частотно-когерентный анализ биопотенциалов исследуемых зон (лобной, центральной и затылочной) коры головного мозга и биопотенциалов двух основных мышц, принимающих участие в акте письма: агониста — поверхностного сгибателя пальцев (m. flexor digitorum) и антагониста — общего разгибателя пальцев (m. extensor digitorum). При этом основное внимание было уделено анализу координационных отношений электрической активности мозга и мышц, их динамике в процессе онтогенетического развития и обучения.

В качестве модели произвольной двигательной деятельности использовано письмо серии букв «О» — специфически человеческий вид деятельности, который формируется только в процессе обучения и имеет сложнейшую мультимодальную структуру системной организации.

Взаимодействие биопотенциалов мозга и мышц в состоянии покоя существенно различается у детей разного возраста и на разных этапах формирования навыка, однако сохраняются достоверно более высокие показатели взаимосвязи биопотенциалов коры (вне зависимости от полушария) с биопотенциалами мышцы-агониста. Кроме того, с возрастом (и по мере формирования двигательного навыка) увеличивается количество детей, у которых отмечено координационное взаимодействие биопотенциалов фронтальных отделов коры и биопотенциалов мышц в состоянии спокойного бодрствования. В возрасте шести — семи лет (более чем в 70 % случаев) биопотенциалы мышц «связаны» с биопотенциалами затылочных и центральных зон коры, и лишь у 23 % детей одновременно отмечаются и пики функции когерентности биопотенциалов фронтальных зон и биопотенциалов мышц. Отсутствие пиков когерентности не означает полного отсутствия связей, но значения функций когерентности (КОГ) в этих случаях не превышают 0,15 — 0,20 отн. ед., т. е. уровень когерентности чрезвычайно низок. В семь — восемь лет эти соотношения изменяются незначительно, а с восьми — девяти лет отмечается постепенное увеличение количества детей, имеющих связи всех исследуемых зон коры и биопотенциалов мышц.

В девять — десять лет когерентное взаимодействие фронтальных, центральных и затылочных отделов коры отмечено у 81 % детей. Если в шесть — восемь лет наиболее выражены показатели когерентности биопотенциалов мышц и затылочных отделов коры, с восьми — девяти лет максимальные значения когерентности отмечены между биопотенциалами центральных зон коры и биопотенциалами мышц.

Таким образом, по мере возрастного развития и формирования движений в процесс совместной координационной «настройки» включаются фронтальные зоны коры. При этом усиливается выраженность координационных взаимодействий электрической активности центральных зон коры и мышц, увеличиваются максимальные значения функции КОГ, более четко выделяются локальные пики в альфа-диапазоне.

Вполне вероятно, что обнаруженный в наших исследованиях феномен координационного взаимодействия биопотенциалов мозга и мышц отражает тот паттерн активности, который связывает различные уровни управления движениями. В конечном счете все процессы управления в живых системах направлены на обеспечение определенного взаимодействия между различными функциональными системами или различными уровнями одной функциональной системы. Нельзя исключить и тот факт, что у приматов и у человека после выработки целостной двигательной реакции обеспечивается прямой кортикальный контроль наиболее дифференцированных и существенных элементов движения. Иными словами, по прямым путям от двигательной коры к мотонейронам кисти обеспечивается кортикальный контроль движений отдельных пальцев.

Координационное взаимодействие биопотенциалов мышц с моторными зонами коры и с другими областями еще раз подтверждает, что сенсомоторную область не следует расценивать как единственный и высший уровень корковой двигательной интеграции. В то же время остается неясным вопрос: чем объясняется «кортикализация» управляющих паттернов, явно не связанная непосредственно с преднастроечным процессом и выбором моторной программы? На наш взгляд, одним из объяснений этого феномена может быть формирование комплекса неспецифических позных компонентов. Есть данные об участии коры больших полушарий в организации не только локального, но и позного компонентов движения.

Считается, что локальные паттерны моторной коры играют особенно важную роль в процессе обучения, когда вырабатывается движение, отрабатывается его кортикальный и мышечный «рисунок». В этом процессе чрезвычайно важны тормозные эффекты, что прослеживается в ситуации готовности по рисунку корковой активации. По нашим данным, ранний позный компо-

нент, по-видимому, необходим для регуляции координационного взаимодействия структур, обеспечивающих положение исходной позы, мышц руки, кисти, пальцев. Клинические данные свидетельствуют, что сбой этих механизмов, т.е. структур, связанных со «схемой тела», приводит к нарушениям произвольных движений.

Адаптивная регуляция позы перед движением осуществляется в результате взаимодействия двух структурно-функциональных блоков. Первый формирует динамический «образ тела», второй обеспечивает выработку, фиксацию, хранение и извлечение из памяти эталонов «образа тела», непрерывно пополняющихся при обучении. Естественно, что «образ тела» и представления о необходимой для реализации определенного движения позы мультимодальны и обеспечиваются благодаря интегральному взаимодействию различных корковых структур. По мере возрастного развития в связи с созреванием структур мозга и совершенствованием движений такое взаимодействие играет роль своего рода «проводника», облегчающего нисходящие влияния в виде преднастроечного повышения возбудимости. Возможно, это один из вариантов объяснения определенного «настроя» корковой активности и биоэлектрической активности мышц.

Рисунок координационной взаимосвязи электрической активности мозга и мышц в ситуации подготовки к движениям до предупредительного сигнала (первая фаза подготовки) и последнего (вторая фаза) изменяется в период от шести — семи лет к девяти — десяти годам по мере отработки двигательного действия. В процессе выработки двигательного навыка особую роль должно играть торможение рефлексов и координаций, затрудняющих выполнение вырабатываемой реакции, торможение деятельности сопутствующих мышц и координации мышц, участвующих в движении.

Как следует из наших данных, в системе перестроек координационного взаимодействия биопотенциалов мозга и мышц у шести — семилетних детей происходит дифференцированное изменение взаимодействия биопотенциалов мозга и мышц в первой и второй фазе подготовки к движению. В первой фазе на фоне генерализованного значимого снижения функции КОГ в диапазоне тета- и альфа-ритма по сравнению с состоянием покоя достоверно возрастают значения КОГ биопотенциалов лобной, центральной и затылочной областей правого полушария и левой лобной области с потенциалами мышцы-агониста в частотном диапазоне 12,5 — 15 Гц.

Эти данные свидетельствуют о том, что в ситуации готовности до предупредительного сигнала у детей шести — семи лет происходит многозначный выбор той структуры взаимодействия, которая может быть необходима при последующей деятельности. Можно

считать, что фаза готовности, содержащая большую долю неопределенности, поиска (причем неопределенность может быть связана и с возрастными особенностями нервно-мышечной регуляции, еще несовершенной на этом этапе онтогенеза, и с несформированностью тех требований, которым должна соответствовать структура нервно-мышечной координации при формировании движений), определяет необходимость «вытормаживания» одних связей и активизации, усиления других.

Известно, что преднастроечные процессы перед движением характеризуются сложными и длительными спинальными перестройками, на уровне которых происходит активная интегрирующая работа по передаче возбуждения от коры к мышцам. В этот период отмечаются изменения в состоянии различных интернейронных систем, связанных с мотонейронными ядрами мышц-агонистов и мышц-антагонистов.

При сопоставлении с полученными нами данными представляет интерес тот факт, что преднастроечное повышение рефлекторной возбудимости мотонейронного ядра будущего агониста произвольного движения существенно больше, чем повышение рефлекторной возбудимости других мотонейронных ядер, которое также возникает еще до сигнала к движению. Причем в ситуации реакции выбора, когда до предъявления сигнала к движению неизвестна функция мышцы в данном движении, отмеченное повышение рефлекторной возбудимости мотонейронного ядра агониста примерно одинаково даже при условии, что мышца не будет участвовать в движении.

Если рассматривать изменение взаимодействия биопотенциалов мышц и биопотенциалов коры как отражение паттернов корковой регуляции, то координационные перестройки этих взаимодействий можно считать отражением процессов «двигательного» внимания, ожидания в ситуации неопределенности, тем фоном диффузного изменения возбудимости, который связан с корковой преднастройкой. В то же время преднастроечное повышение возбудимости будущего агониста расценивается как специфический локальный процесс, связанный с самим движением.

Было бы заманчиво связать выявленный нами факт более высокой взаимосвязи мышцы-агониста (M_{fl}) и биопотенциалов коры в фоновом режиме (именно в функциях когерентности мышцы-агониста и потенциалов коры отмечены максимальные значения когерентности), а также большую и дифференцированную реактивность перестроек взаимодействия в ситуации готовности до предупредительного сигнала с преднастроечным повышением рефлекторной возбудимости мотонейронных ядер будущего агониста, характерных для ситуации неопределенного выбора.

Снижение степени неопределенности после предупреждающего сигнала приводит к локальному усилению функции КОГ мо-

торных зон коры и мышцы-антагониста в диапазоне высоких частот. После предварительного сигнала, по-видимому, продолжается перестройка не только степени напряжения самих мышц, но и их координационного взаимодействия, связанного с принятием решения и выбором моторной программы.

Следует подчеркнуть, что характер перестроек во второй фазе подготовки к движениям у детей шести—семи лет имеет существенные отличия. В это время отмечается только преимущественное снижение взаимосвязи в отличие от первой фазы, в ходе которой выявлено как снижение, так и довольно значительное усиление взаимосвязи потенциалов мозга и мышц, а также включение во второй фазе подготовки мышцы-антагониста. Возможно, снижение взаимодействия затрагивает координации, которые затрудняют реализацию движения, но вполне вероятно и другое — в условиях несформированного навыка, когда тонкая и точная реакция еще невозможна, нельзя исключить и «перерегулирование», которое создает генерализованный паттерн тормозной нисходящей посылки, вызывающий вытормаживание связей.

Мы не готовы дать полное объяснение функционального значения реактивности перестроек мышечного взаимодействия и затылочных отделов коры, но активное включение в процесс подготовки к движению зрительной афферентации не подвергается сомнению. Фиксация взгляда, анализ зрительно-пространственных отношений, а возможно, выбор определенной траектории движений в процессе принятия решения и выбора моторной программы, безусловно, связаны с устранением избыточности сенсорных сообщений, являющимся одним из механизмов внимания. Не исключено, что вытормаживание связей взаимодействия мышц и затылочных отделов коры представляет собой отражение ограничения избыточности сенсорной информации, что необходимо и для облегчения сенсорных входов и фильтрации информации. Роль предварительной зрительной информации при письме (а именно письмо выступает моделью предстоящих движений) состоит в определении соотношений листа, руки, всего тела и т.п. Поэтому так важна позиция тела и руки, определяемая под зрительным контролем. Доказано, что именно зрительная информация помогает «калибровать» мышечную активность и наиболее релевантна для процессов, основная цель которых — занятие определенной позиции.

По мере совершенствования движения в процессе онтогенетического развития формируются нейрональные констелляции, соответствующие паттерну выработанного движения. Соответствующие перестройки, несомненно, происходят и на нижележащих уровнях, и это, по-видимому, приводит к изменению картины взаимодействия потенциалов мышц и мозга, характеризующих подготовку к движению. Картина взаимодействия биопотенциа-

лов мозга и мышц у детей 9—10 лет как до предупредительного сигнала, так и после него наглядно демонстрирует принцип минимизации и совершенствования регуляторных процессов при подготовке к движению.

Структура взаимодействия биопотенциалов мозга и мышц в меньшей степени изменяется в ситуации готовности до предупредительного сигнала, т.е. ни открывание глаз, ни фиксация взгляда, ни общий комплекс позных компонентов не требуют столь существенного изменения взаимоотношений потенциалов мозга и мышц. Не исключено, что система взаимодействия отработана уже настолько тонко и четко, что выделяется, по-видимому, лишь самое важное, т.е. на этапе подготовки есть возможность не только решать общую задачу, но и осуществлять более дробную программу деятельности.

Логично предположить, что на этом этапе возрастного развития и обучения существует возможность выстраивать более точно задачу движения, т.е. определять не стратегию, а тактику движения. Для ситуации готовности до предупредительного сигнала характерно значимое и достоверное увеличение значений функции когерентности потенциалов лобных областей и мышц в диапазоне высоких частот. Значимое усиление взаимодействия потенциалов фронтальных зон коры с потенциалами мышц в диапазоне «специфических двигательных» высокочастотных ритмов бета-диапазона, вероятно, может служить подтверждением данных, свидетельствующих о прямом участии фронтальной коры в предпусковом программировании двигательного действия. Во фронтальной коре происходит конвергенция сигналов интеро- и экстерорецептивных модальностей, а во взаимодействии активности этих зон коры и мышц отражается предвосхищающий выбор моторной задачи.

Выбор тактики движения определяет, вероятно, и структуру мышечных напряжений. Вытормаживание связей между агонистом и антагонистом, по-видимому, необходимо для увеличения степеней свободы, т.е. для организации новой структуры при реализации деятельности, что хорошо иллюстрирует принцип доминанты готовности, по А.А.Ухтомскому. Нужно отметить, что этот процесс прямо противоположен тому, который отмечен у детей 6—7 лет. Известно, что на начальном этапе обучения движениям активность мышц-антагонистов чрезвычайно высока; функциональное значение этого — блокирование излишних степеней свободы. Безусловно, в силу иррадиации возбуждения в коре головного мозга «жесткая завязка» координационного взаимодействия этой мышцы функционально нецелесообразна. Поэтому при сформированном движении, наоборот, вытормаживаются связи, обеспечивающие жесткое взаимодействие мышц-антагонистов. Это проявляется в значимом снижении функции когерентности потенциалов мышцы-агониста и мышцы-антагониста.

Во второй фазе готовности усиливается взаимодействие потенциалов левой затылочной зоны и потенциалов мышцы-агониста по альфа-1 и по альфа-2, а также потенциалов левой затылочной зоны и потенциалов антагониста по альфа-1. Возможно, это отражает процессы усиления значимости зрительно-моторной координации при выборе уже сформированной моторной программы.

Таким образом, последовательно рассматривая динамику взаимодействия потенциалов отдельных зон коры и потенциалов мышц будущих агониста и антагониста, мы выделили те специфические и характерные особенности, которые определяли изменение указанного взаимодействия на разных этапах возрастного развития.

Полученные данные позволяют нам установить основные направления этого процесса: от ситуации неопределенного выбора, когда основную задачу подготовки к движению можно сформулировать как вопрос «что делать?», характеризующуюся «избыточной готовностью», несовершенством механизмов регуляции, к минимизации функциональных перестроек и изменению основной задачи процесса подготовки к движению. В процессе формирования двигательного навыка, по-видимому, осуществляется последовательный перевод задачи подготовительного периода от вопроса «что делать?» к вопросу «как делать?», т.е. общая стратегия действия, которую необходимо определить при подготовке к движению на начальных этапах формирования навыка, сменяется выбором конкретной тактики в том случае, если движение сформировано.

Можно предположить, что особенности перестроек взаимодействия потенциалов мозга и мышц отражают комплексное влияние обучения и возрастного развития на деятельность многоступенчатой иерархической системы организации движений. Специфичность этого взаимодействия обусловлена функционированием центральной программы, ответственной за выполнение определенной двигательной задачи. Полученные нами данные подтверждают представления А.А.Ухтомского о доминанте как «определенной констелляции центров с повышенной возбудимостью в разнообразных этажах головного и спинного мозга».

Безруких М.М. Механизмы межуровневого взаимодействия при подготовке к двигательному действию на разных этапах формирования навыка в свете учения А.А.Ухтомского о доминанте // Развитие учения А.А.Ухтомского в современной российской физиологии и психологии. — СПб.: Изд-во С.-Петербургского университета, 2000. — С. 157—166.

М.М.БЕЗРУКИХ

ЦЕНТРАЛЬНЫЕ МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ПРОИЗВОЛЬНЫХ ДВИЖЕНИЙ У ДЕТЕЙ 6—10 ЛЕТ

ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ПРОЦЕССА ВЫПОЛНЕНИЯ ДВИЖЕНИЙ У ПРАВОРУКИХ ДЕТЕЙ

В предыдущем сообщении были рассмотрены изменения в системе организации движений у праворуких и леворуких детей 6—10 лет в предпусковом периоде (фазе готовности, ожидания)[1].

После сигнала к началу движения система ожидания заменяется системой реализации моторной программы, сформированность которой определяет конечный результат — эффективность функционирования всех элементов системы, участвующих в ее реализации.

Несмотря на то что моторные программы представляют собой гипотетические функциональные образования, их существование может быть признано с той же степенью уверенности, что и существование воспоминаний, убеждений, интенций. Однако вопрос о том, как происходит модификация моторной задачи и центральных механизмов ее реализации на отдельных этапах возрастного развития, при обучении и формировании двигательного навыка, остается открытым. Нет однозначного ответа и на вопрос о закономерностях и взаимосвязи факторов возрастного развития и обучения, их влияния на механизмы реализации моторных задач при выполнении произвольных движений на разных этапах онтогенеза. Мы полагаем, что интегративные структуры двигательного действия в процессе обучения строятся на базе возрастных изменений, а опыт, обучение будут работать внутри контекста последних возрастных «предрасположений организма» в соответствии с принципами адаптивного характера онтогенетического развития.

Методика

Методические подходы и методика анализа центральных и периферических механизмов системной организации произвольных движений у праворуких и леворуких детей 6—10 лет были изложены в предыдущем сообщении. В качестве дополнительного ком-

---

[1] См: *Безруких М.М.* Центральные механизмы организации и регуляции движений у детей 6—10 лет. Сообщение I. Электрофизиологический анализ процесса подготовки к движениям // Физиология человека. — 1997. — Т. 23. — № 6. — С. 31. *Прим. ред.*

понента анализа эффективности деятельности при реализации движений были использованы временная структура и качество выполнения движений.

Выбранная нами модель произвольных движений (письмо) дает возможность с помощью несложных методических приемов оценить не только их временную организацию и структуру, но и конечный результат — качество движений. Тензодатчик, закрепленный на стержне шариковой ручки, и система усилителей позволили зарегистрировать механограмму движений, по которой определялись: время выполнения каждого движения ($T_{дв}$), продолжительность паузы ($T_д$), отношение продолжительности движения и паузы ($T_{дв}/T_д$), вариативность этих показателей. Качество выполнения движений оценивалось по стабильности высоты и протяженности графических элементов и по проценту нарушений их конфигурации.

Результаты исследований и их обсуждение

Особенности активационных процессов при выполнении движений. Переход от готовности к выполнению движений у детей 6—7 лет (характеризующийся существенными перестройками частотного спектра ЭЭГ) вызывает изменения, которые охватывают фронтальные, центральные и затылочные отделы коры больших полушарий. В левой фронтальной зоне — это не очень значительное, но достоверное снижение выраженности высоких частот в диапазоне 15,5...23,5 Гц ($p < 0{,}01$). В левой и правой центральных зонах — существенное снижение выраженности Θ-ритма, продолжающее то снижение Θ-активности, которое отмечалось в ситуации готовности. В левой центральной зоне снижается также выраженность высокочастотной активности ($p < 0{,}01$). Затылочные зоны коры при выполнении движений наиболее активированы, что проявляется в достоверном снижении выраженности всех частотных составляющих. В правой и левой затылочных зонах существенно снижается выраженность медленных ритмов ($p < 0{,}01$), а α_2 — ($p < 0{,}01...0{,}05$) и β_1 — ($p < 0{,}01$) активности.

Анализ общей картины активационных процессов при выполнении движений позволяет выделить следующие черты: большую выраженность левополушарных перестроек частотных характеристик ЭЭГ, четко проявившуюся в лобных и центральных зонах коры; наибольшую реактивность задних отделов и устойчивость низкочастотного α-ритма. Более выраженная левополушарная активация лобных и центральных зон коры характерна и для этапа подготовки к движению, а стабильность α_1-ритма — для второй его фазы. Как и при подготовке к движениям, у детей этого возраста в процессе реализации движений наиболее реактивны затылочные зоны коры.

Такой характер активационных процессов, отражающий в большей степени эффект общей активации и не связанный со спецификой самой деятельности, по-видимому, определяется несовершенством, несформированностью движений на начальном этапе становления навыка. Включенность затылочных отделов коры в процесс организации и регуляции движений вполне объяснима, так как именно зрение на этом этапе возрастного развития и при формировании двигательных навыков является ведущим звеном коррекции.

Возраст и обучение существенно изменяют структурно-функциональную организацию мозга при выполнении движений, характеризуя новую ступень адаптивных изменений в системной организации деятельности. В динамике перестроек частотных составляющих ЭЭГ при выполнении движений у детей 9—10 лет можно выделить снижение спектральной плотности мощности (СПМ) α_1-частот в правой фронтальной зоне ($p < 0{,}01$) и α_2-частот в левой фронтальной и левой центральной зонах ($p < 0{,}01$). Увеличение медленноволновой ритмики отмечается локально в левой фронтальной зоне ($p < 0{,}01$), а рост высокочастотных составляющих наиболее существен в центральных зонах коры ($p < 0{,}01 \ldots 0{,}001$). Причем в левой моторной зоне (контралатеральной работающей руке) выраженность изменений высокочастотных ритмов больше: шире диапазон частот, охватывающий все поддиапазоны β-активности, и значительнее увеличение СПМ.

При выполнении движений в 9—10-летнем возрасте особо следует отметить дифференцированную реактивность отдельных частотных составляющих ЭЭГ во фронтальных отделах и бóльшую включенность левой гемисферы.

Последовательный анализ динамики активационных процессов при подготовке и выполнении движений у детей 6—10 лет показывает, что на начальном этапе формирования двигательного навыка наиболее реактивны центральные и затылочные зоны, а в 9—10 лет — фронтальные и центральные зоны коры. Это смещение фокуса активации в передние отделы коры вполне закономерно, так как именно эти зоны играют решающую роль в организации и управлении движениями, и их влияние усиливается по мере совершенствования движений и формирования двигательного навыка.

Лобные отделы коры, филогенетически наиболее молодые, формируются на достаточно поздних этапах онтогенетического развития. Показано, что к 9—10 годам происходят существенные возрастные сдвиги в структурном изменении этих зон коры и изменяется функциональная значимость этих зон в организации деятельности за счет включения передних отделов коры в управление активационными процессами. Кроме того, лобные зоны коры полифункциональны и их включение в сложную интегративную

деятельность при выполнении движений может определяться не только их решающей ролью в организации самой деятельности, но и их ролью в регуляции глазодвигательных реакций и пространственной ориентировке, а также в осуществлении механизмов межанализаторного синтеза. По-видимому, активное включение лобных зон коры в системные процессы регуляции движений, отмеченное нами у детей 9—10 лет, и есть отражение положения о том, что опыт всегда работает «внутри контекста последних возрастных предрасположений организма».

Изменение функциональной организации мозга при выполнении движений, связанное не только с возрастным морфофункциональным созреванием структур мозга, но и с формированием двигательного навыка, наглядно демонстрирует динамика показателей межцентрального взаимодействия.

Особенности межцентрального взаимодействия при выполнении движений. Анализ динамики функции когерентности (Ког) у 6—7-летних детей показал, что выраженная перестройка межполушарного и внутриполушарного взаимодействия характерна для этапа выбора программы и принятия решения при подготовке к движениям.

Реализация движений вызывает локальный рост межполушарных Ког в центральных отделах по α-частотам ($p < 0{,}01$), изменение межполушарного взаимодействия в затылочных отделах коры, характеризующееся падением Ког в диапазоне Θ-ритмов ($p < 0{,}01$) и дифференцированной реактивностью Ког α-диапазона, повышением Ког α_1- и снижением α_2- ($p < 0{,}05 ... 0{,}01$) частот.

Важно отметить, что у детей этого возраста при выполнении движений, как и при выборе моторной программы, не изменяется характер внутриполушарного взаимодействия в левой гемисфере. Наиболее значимые перестройки внутриполушарного взаимодействия отмечаются только в правой гемисфере: происходят снижение лобно-центрального взаимодействия по Θ-диапазону ($p < 0{,}05$), снижение дистантной синхронизации лобных и затылочных отделов коры по Θ- и β-частотам ($p < 0{,}01$), что, по-видимому, отражает одновременное изменение внутрикорковой и корково-подкорковой интеграции в процессе деятельности. Изменение Ког по Θ-ритму выявлено в лобно-центральных и лобно-затылочных отведениях правого полушария и в динамике внутриполушарных функций Ког затылочных зон коры. Характер и изменение Θ-активности достаточно четко отражают функциональную специфичность процессов, связанных со зрительной и проприоцептивной афферентацией, играющих значительную роль в реализации произвольных движений, так как с реактивностью Θ-ритма связывается вся мозаика изменений когерентности под влиянием различных афферентных раздражителей.

Кроме того, следует выделить центрально-затылочный контур усиления межполушарного взаимодействия функционально заинтересованных центральных и затылочных зон коры. Как известно, высокая когерентность по α-диапазону характеризует высокую степень синхронности биоритмов. Подобные изменения отмечены у взрослых при выполнении движения, что при одновременно высокой представленности α-ритмов (выраженность ритмов этого диапазона не изменяется ни во второй фазе готовности, ни при выполнении движений) может характеризовать максимальную скоррелированность биопотенциалов этих зон неокортекса.

Основной особенностью динамики межцентрального взаимодействия при выполнении движений у детей 9—10 лет является формирование межполушарных связей в лобных отделах коры по α-ритму и отсутствие таковых в затылочных, что свидетельствует об изменении значимости различных корковых структур в процессах организации и регуляции движений. Ведущим звеном контроля на начальном этапе формирования двигательного навыка, по-видимому, является зрительная система, а при относительно сформированном навыке в 9—10 лет «центр тяжести» программирования и коррекции движений переносится на переднеассоциативные структуры.

Перестройки межцентральных отношений у 9—10-летних детей так же, как у 6—7-летних при выполнении движений, менее выражены, чем в первой и второй фазах подготовки к движениям. По-видимому, это является дополнительным подтверждением большой значимости «преднастройки» на всех этапах формирования движений. Выполнение движений вызывает локальный рост межполушарной когерентности в лобных отделах коры: Ког увеличивается по β-частотам ($p < 0,05$). В межполушарном взаимодействии центральных зон коры отмечается дифференцированное разнонаправленное изменение когерентности по различным составляющим α-ритма: увеличение Ког по α_1- и снижение по α_2- ($p < 0,05$) частотам, подтверждающее функциональную неоднородность α-ритма.

При выполнении движений в 9—10 лет в затылочных отделах коры сохраняются высокие значения межполушарной когерентности по α_1-диапазону, но снижается Ког по α_2- и β_1- ($p < 0,01$) частотам, что является еще одним подтверждением независимости пространственного взаимодействия различных частот α-ритма.

Выявленное у детей 9—10 лет при выполнении движений усиление «задействованности» левого полушария в процессе подготовки и реализации движений наряду с большей активацией фронтальных зон коры и усилением внутриполушарного и межполушарного взаимодействия по определенным локально организованным диапазонам частот отражает эффект возрастного созревания корковых зон и эффект возрастных перестроек функциональ-

ного взаимодействия при реализации одного и того же вида деятельности.

Особенности пространственно-временной организации электрической активности мозга и мышц при выполнении движений. Обнаруженный нами в фоне и при подготовке к движениям феномен синхронизации электрической активности мозга и мышц мы рассматривали как отражение межуровневого взаимодействия, т.е. отражение того паттерна активности, который связывает различные уровни, и прежде всего корковый и руброспинальный уровни «построения движений», так как именно руброспинальный уровень реализует «технические фоны» движений. Функциональную значимость этого феномена мы отнесли к организации позных компонентов, предваряющих движение, к адаптивной регуляции позы, положений руки, кисти, пальцев и связанных с торможением рефлексов и координаций, затрудняющих деятельность отдельных мышц.

Мы предположили, что перестройка координационного взаимодействия потенциалов мозга и мышц не только обеспечивает сохранение (удержание) определенной позы, но и является компонентом подготовки к предстоящим движениям на том этапе, когда происходит многозначный выбор той структуры взаимодействия, которая необходима и адекватна последующей деятельности.

При выполнении движений у детей 6—7 и 9—10 лет в перестройку межуровневого взаимодействия включены все исследуемые зоны коры, в то время как при подготовке к движению в этот процесс были включены преимущественно затылочные отделы коры. Есть и еще одно существенное различие: при подготовке к движению большая часть всех перестроек взаимодействия относилась к связям потенциалов мозга и мышцы-агониста, а при выполнении движений в 6—7 лет происходит активная перестройка взаимодействия биопотенциалов мозга и обеих мышц: как агониста, так и антагониста. У 9—10-летних детей отмечен эффект большей перестройки взаимодействия биопотенциалов мозга и мышцы-агониста.

Объяснение физиологических механизмов столь выраженного «рассогласования» межуровневого взаимодействия при выполнении движений, по-видимому, связано с несовершенством той интегральной структуры, которая складывается в процессе подготовки к движению, неадекватностью выбора задачи действия и значительным «шумом» при реализации самого движения как в 6—7 лет, так и в 9—10 лет.

Временна́я структура и качественная организация движений. Анализ временно́й структуры и качественной организации движений подтверждает это предположение и свидетельствует о несформированности и низкой эффективности выполнения изучаемых движений даже в 9—10 лет.

Низкое качество движений в 6—7 лет отражается в значительной вариативности высоты (52,4 %), протяженности (60,1 %) и нарушении конфигурации (51,2 %) графических элементов и сочетается с длительной паузой между движениями в серии, равной по продолжительности самому движению ($T_{дв} = 3{,}22 \pm 0{,}3$ с, $T_п = 3{,}49 \pm 0{,}3$ с). Высокая продолжительность паузы, являющейся необходимым компонентом мультисенсорного синтеза, которой отводится роль оценки выполненного кванта действия и эффективности использования зрительного контроля, отражает необходимость и значимость постоянного сличения, оценки, коррекции и подстройки программы по ходу деятельности.

По мере возрастного развития и совершенствования движений к 9—10 годам значимо ($T_{дв} = 1{,}26 \pm 0{,}06$ с, $p < 0{,}05$) увеличивается скорость движения и более чем в 5 раз сокращается пауза ($T_п = 0{,}64 \pm 0{,}03$ с), что свидетельствует об изменении функции текущего контроля. Это связано со снижением неопределенности, более четким выбором моторной задачи, а также с более адекватным функциональным обеспечением деятельности.

Однако сложившаяся к 9—10 годам функциональная структура организации движений обеспечивает выполнение не столько высоких по качеству, сколько быстрых движений. Сохраняется нестабильность качества выполнения графических элементов, значимы нарушения их конфигурации (39,5 %). Вероятно, доминантная двигательная задача обучения, ориентированная на высокую скорость, навязанная внешними условиями и требованиями обучения, не соответствует функциональным возможностям ребенка. По-видимому, это несоответствие тормозит формирование навыка.

Механизмом эффекта торможения может быть отсутствие внутренних (психофизиологических) возможностей для выбора адекватной программы деятельности, что порождает информационную неопределенность, нечеткость целей и создает возможность примата внещне навязанных условий.

Вследствие этого даже к 9—10 годам остается несформированным один из главных параметров эффективного обеспечения деятельности — соответствие психофизиологических возможностей и внешних требований, создающих условия для самопроизвольного выбора адекватной стратегии деятельности, значимых условий, программы.

Это позволяет сделать важный вывод: обучение обобщает опыт на основе доминантных целей деятельности, но в соответствии с имеющимися у организма функциональными возможностями.

Временны́е и качественные параметры движений, отражающие эффективность выбора моторной задачи и сформированность двигательной деятельности, сопоставлялись с показателями функциональной организации мозга как высшего звена регу-

ляции движений. Анализ матрицы интеркорреляции, включающей около 90 параметров, показал, что для детей всех возрастных групп высокая представленность Θ-ритма во фронтальных ($r = -0{,}398...-0{,}520$) и центральных ($r = -0{,}380...-0{,}424$) зонах коры характеризует менее эффективный вариант организации движений с меньшей скоростью и большей продолжительностью паузы.

Как показали наши исследования, длительность паузы достаточно четко отражает сформированность программы и адекватность выбора моторной задачи, а большая пауза свидетельствует о высокой доле неопределенности и помех в деятельности, рассогласовании в выбранной и реализуемой программе, что связано с необходимостью ее текущей коррекции. Эта ситуация должна сопровождаться функциональным напряжением, четким коррелятом которого и является выраженность фронтального и центрального Θ-ритмов.

Наши данные подтвердили отрицательную связь фактора медленных ритмов со скоростными ($r = 0{,}392...0{,}402$) и качественными ($r = 0{,}417...0{,}458$) параметрами движений при относительно сформированном навыке у детей 9—10 лет.

По мере формирования навыка к 9—10 годам более значимыми становятся корреляции параметров межполушарной когерентности ритмов ЭЭГ лобных зон коры в отдельных диапазонах частот и эффективности движений. При этом более низкие значения когерентности межполушарного взаимодействия лобных зон в Θ- и α_1-диапазонах связаны с менее эффективной деятельностью. Это свидетельствует о повышении роли межполушарной интеграции в обеспечении деятельности по сравнению с детьми младшей возрастной группы.

Заключение

В целом полученные нами данные свидетельствуют, что характер временно́й и качественной организации движений у детей 6—10 лет, так же как показатели формирования функциональной организации структур мозга, обеспечивающей эту деятельность, определяется той ведущей моторной задачей, на основе которой формируется движение, реализующееся в рамках возрастных возможностей организма. В ходе возрастного развития обучение, по-видимому, обобщает опыт в одном случае для структуры движения (временной организации), в другом — для качества, формируя параллельные адаптивные программы. Взаимосвязь пространственно-временной организации электрической активности мозга и параметров организации движений, отражающая степень сформированности навыка, условия реализации движений, из-

менение содержания и требований задачи действия, подчеркивает единство и целостность системной организации двигательной деятельности.

Безруких М. М. Центральные механизмы регуляции произвольных движений у детей 6—10 лет. Сообщение II. Электрофизиологический анализ процесса выполнения движений у праворуких детей // Физиология человека. — Т. 24. — № 3. — С. 34—41.

Н. Б. СЕЛЬВЕРОВА, Т. А. ФИЛИППОВА, О. В. КОЖЕВНИКОВА

ФИЗИОЛОГИЯ РАЗВИТИЯ НЕЙРОЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМЫ

КОНЦЕПЦИЯ ДИФФУЗНОЙ НЕЙРОЭНДОКРИННОЙ СИСТЕМЫ

Гормональная регуляция развития организма должна рассматриваться с позиций диффузной нейроэндокринной системы. Обоснованием к формулировке такой концепции послужило обнаружение гормонов в «эктопических» зонах: гормонов пищеварительной системы субстанции «Р», гастрина, холецистокининов в коре больших полушарий головного мозга, гипоталамусе, гипофизе, продолговатом и спинном мозге; гипофизарного адренокортикотропного гормона гипофиза (АКТГ) — в желудочно-кишечном тракте; гормона «С» клеток щитовидной железы кальцитонина — в желудке, а гормона гипоталамуса соматостатина — в поджелудочной железе. Кроме того, в мозгу обнаружены ренин и ангиотензин II, секретируемые в основном почками.

Вещества, которые вначале были идентифицированы как гипоталамические рилизинг-гормоны или ингибирующие факторы, также были обнаружены в неожиданных местах. Так, тиролиберин (ТРГ) и соматостатин широко распространены в головном и спинном мозге.

Таким образом, условная грань, проводимая между нервной и эндокринной системами, с открытием уникальной роли нейропептидов и гормонов как химического сигнала центральной нервной системы все больше стирается. Подтверждением этого являются новые данные в области эмбриологии, которые дают основание считать, что гипофиз происходит из той же эмбриональной закладки, что и гипоталамус, и поэтому «центральную» железу

эндокринной системы можно расценивать как специализированный отдел центральной нервной системы.

Гипотеза диффузной эндокринной системы была сформулирована A. Pearse в 1977 г., когда он доказал, что группа эндокринных клеток (кортикотрофы, меланотрофы гипофиза, парафолликулярные С-клетки щитовидной железы и β-клетки поджелудочной железы) имеет общие цитохимические характеристики. По его мнению, все клетки, имеющие необходимые ферменты для синтеза сходных пептидов, будь то желудочно-кишечный тракт или мозг, по данным эмбриологических исследований, происходят из одной и той же группы нейроэктодермальных клеток. Эта система клеток названа им АРИД-системой. Еще слишком мало известно о возможных функциях пептидергических нейронов в ЦНС.

G. Kolata (1982) была предложена новая теория природы гормонов и механизма их действия. Основываясь на данных о широком распространении в организме и синтезе вне эндокринных желез многих полипептидных гормонов, а также о филогенетическом родстве гормонов млекопитающих и субстанций, выведенных из клеток низкоорганизованных организмов, высказано предположение, что гормоны являются эволюционно возникшей древней формой сообщения клеток друг с другом — тканевым фактором. Железы, специализирующиеся на выработке отдельных гормонов, появились лишь в ходе дальнейшей эволюции.

В дополнение можно отметить, что многочисленные соответствия в структуре большинства пептидных гормонов и частые повторения родственных блоков в аминокислотной последовательности отдельных гормонов указывают на то, что они могли возникнуть в результате чередования дупликаций и мутаций общего первичного гена.

Смысл диффузной нейроэндокринной системы заключается в следующем. Во-первых, такое взаимодействие улучшает эффективность контроля, поскольку двойное распространение одного пептида в нейронах и эндокринных клетках обусловливает более эффективный конечный контроль функции, что достигается совмещением нервного и гуморального действий. Во-вторых, повышается экономичность системы регуляции функции. Если активный пептид может оказывать желаемое действие более чем в одной системе органов, то использование его для достижения эффекта более экономично, чем в случае многих пептидов, специфичных для каждой такой системы.

Представление о том, что мозг способен продуцировать определенные гормонально-активные пептиды, неново. Огромный импульс исследованиям функции пептидергической системы мозга дали два кардинальных открытия в нейроэндокринологии: 1) выделение, очистка и химическая идентификация гипоталамических рилизинг-гормонов и 2) обнаружение новой группы нейропеп-

тидов — эндорфинов и энкефалинов. Идентификация тиролиберина (тиротропин-рилизинг-гормона), а затем и других рилизинг-гормонов явилась началом лавины исследований в экспериментальной и клинической эндокринологии. Таким образом, появился реальный субстрат, связывающий мозг и эндокринную систему, тем самым была подтверждена гипотеза о гемотрансмиссии этих веществ через портальные сосуды гипофиза.

Каскадный принцип действия, экономичность и специфичность биохимии нейроэндокринных процессов

В гипоталамусе выявлены отчетливые скопления нейронов, содержащих определенные рилизинг-гормоны (гипофизарные либерины и статины), однако они не имеют столь четких границ, как в задней доле гипофиза.

Передняя зона накопления гонадотропин-рилизинг-гормон (ГнРГ) определяет циклическую секрецию гонадотропинов, а более ростральная зона контролирует их тоническую секрецию. Вероятно, все эти пептидергические нейроны имеют сложные связи с ЦНС и вырабатываемые ими продукты поступают в срединное возвышение, откуда пептиды буквально через воронку проникают в кровь воротной системы гипофиза.

Множество экспериментальных фактов свидетельствуют о существовании в организме некой системы, схематически изображенной на рис. 1.

Скорость секреции гормона отдельной клеткой гипофиза (5) определяется воздействием стимулирующего (рилизинг-фактора) или ингибирующего (статина) воздействия гипоталамических факторов (4). Секреция может возрастать или ослабевать при воздействии рилизинг-гормонов; для прекращения секреции необходимо воздействие статина (ингибирующего фактора). С другой стороны, на секреторную активность клетки влияет ее чувствительность к действию гипоталамических пептидов. Например, чувствительность гипофиза к стимуляции ГнРГ существенно возрастает в период выброса лютропина (ЛГ) в середине цикла. Подобно этому чувствительность тиреотрофов к ТРГ резко снижается под влиянием тиреоидных гормонов. Поскольку секреторная клетка гипофиза лишена иннервации, ее активность стимулируется или ингибируется гипоталамическими пептидами, которые поступают к ней с кровью воротной системы.

Пептидергический нейрон независимо от того, секретирует ли он стимулирующий или ингибирующий пептид, активируется или тормозится под влиянием сложной сети моноаминергических нейронов. Известны, по меньшей мере, три моноамина (дофамин, норадреналин, серотонин), которые принимают участие в регуляции пептидергических нейронов гипоталамуса: предполагается роль

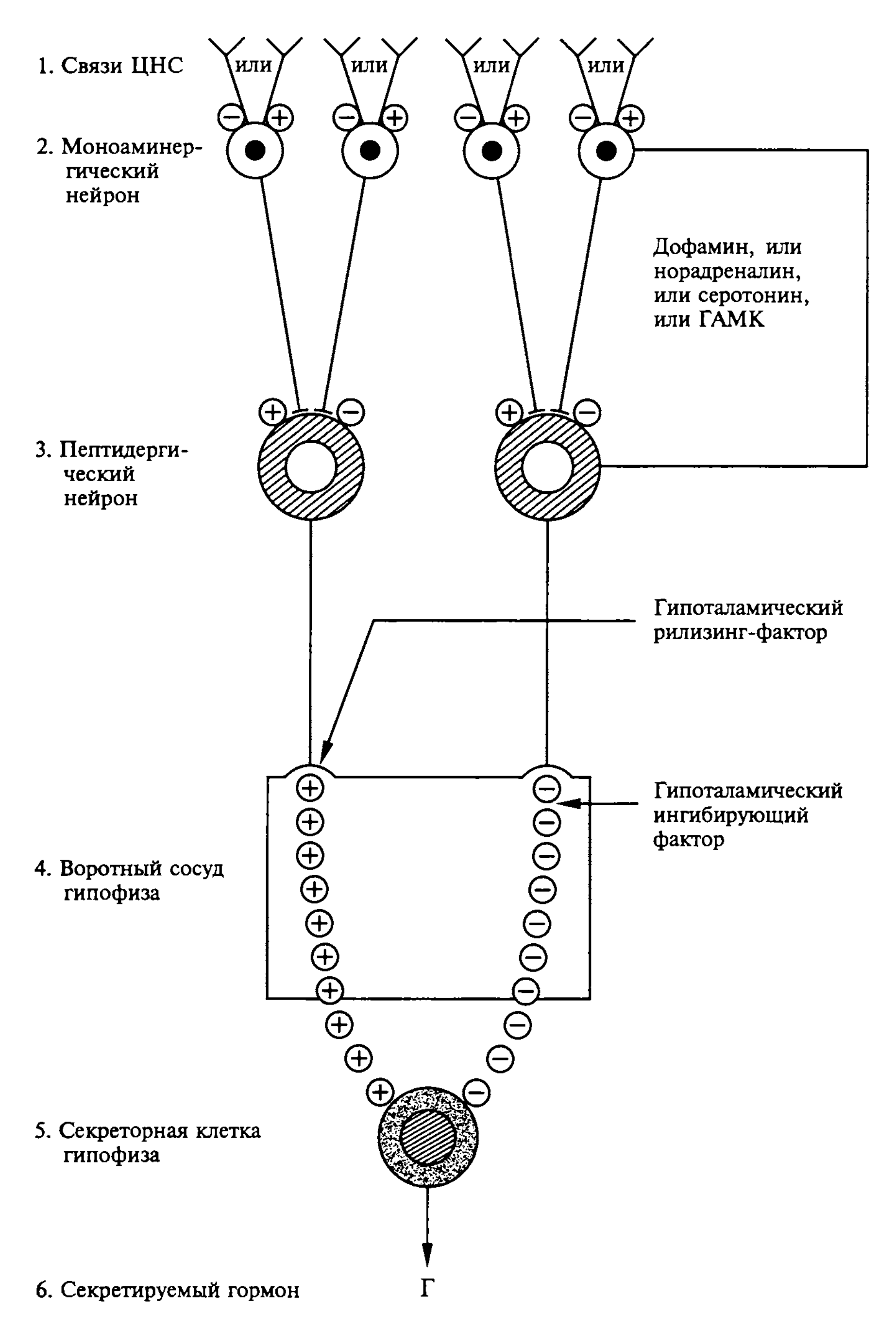


Рис. 1. Система регуляции отдельной клетки передней доли гипофиза: ГАМК — γ-аминомасляная кислота (по Дж. Таппермен, Х. Таппермен, 1989)

и еще одного — γ-аминомасляной кислоты (ГАМК). Выяснение возможности действия норадреналина, по крайней мере, через два вида рецепторов (α и β) еще больше усложнило проблему. Какой сигнал — положительный или отрицательный — поступит от моноаминергического нейрона к пептидергическому нейрону (нейронам), зависит от информации, получаемой моноаминергическим нейроном от ближайших и отдаленных нейронов ЦНС (1). Они расположены в среднем мозге или стволе мозга и сами являются моноаминергическими. Так, путь, по которому передается информация, связанная со сном, может начинаться в различных отделах и использовать разные моноаминергические медиаторы, в том числе принимающие участие в передаче сигналов, связанных с состоянием крайнего испуга. Более того, оба пути могут определять появление медиатора, стимулирующего пептидергический нейрон.

Гипофиз — неоднородная железа. Для каждого типа гипофизарных клеток существует система регуляции. Каждая клетка посвоему реагирует на поступающую к ней с кровью смесь гипоталамических пептидов. Кроме того, каждый пептидергический нейрон гипоталамуса является частью своей собственной нейронной цепи в ЦНС. Высокая избирательность, с которой гипофиз секретирует отдельные гормоны, обусловлена определенным сочетанием нервных и гуморальных сигналов, невообразимая сложность этой проблемы еще усугубляется тем, что клетки паравентрикулярного и супраоптического ядер, которые представляют собой пептидергические нейроны и секретируют антидиуретический гормон (АДГ) и окситоцин, чрезвычайно похожи на гипоталамические пептидергические нейроны. Гуморальные и нервные механизмы, которые контролируют секреторную функцию задней доли гипофиза, столь же сложны, как и показанные на рис. 1.

При введении дофамина, норадреналина или серотонина возникают изменения скорости секреции отдельных гормонов гипофиза. Один и тот же моноамин может стимулировать секрецию двух и более гормонов или стимулировать секрецию одного из них и подавлять секрецию другого.

Предполагается, что суммарный эффект действия регуляторного пептида определяется специфическим влиянием данного пептида и его способностью индуцировать выход других пептидов или различных эндогенных регуляторов, которые, в свою очередь, формируют второй каскад включения в реакцию регуляторных факторов. Эта гипотеза обосновывает положение о каскадном принципе действия короткоживущих пептидов. В более широком смысле, на наш взгляд, этот принцип универсален и характерен для всей нейроэндокринной системы. Однако в настоящее время такая систематизация затруднена в силу недостаточности аналитических фактов совокупности каскадных эффектов различных нейропептидов.

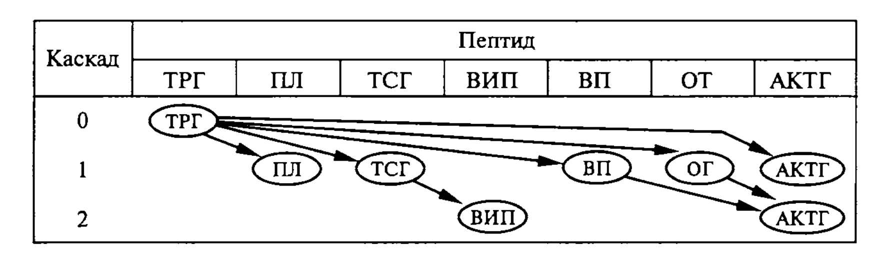


Рис. 2. Схема регуляторного пептидного каскада на примере тиролиберина (И.П.Ашмарин с соавт., 1989):

ТРГ — тиролиберин; ПЛ — пролактин; ТСГ — тиротропин; ВИП — вазоинтестинальный пептид; ВП — вазопрессин; ОТ — окситоцин; АКТГ — адренокортикотропный гормон

Достаточно обоснованную комбинированную классификацию нейропептидов, в которой сделана попытка учесть их химическую структуру, функции и места образования, предлагает И.П.Ашмарин (1989) на примере тиролиберина (рис. 2).

Возрастные аспекты развития

1. Период эмбриогенеза. Дифференцировка пола в эмбриогенезе

Пол зародыша принципиально определяется при оплодотворении яйцеклетки. Яйцеклетка всегда содержит **X**-хромосому, и пол зародыша зависит от того, какой сперматозоид ее оплодотворит — содержащий **X**-хромосому (женский вариант) или **Y**-хромосому (мужской вариант). В женском организме одна из **X**-хромосом подвергается спирализации, приводящей к образованию компактной глыбки полового хроматина. Наличие полового хроматина удается установить на 12—16-й день развития зародыша, если кариотип соответствует женскому. Интересно, что спирализации подвергается любая из **X**-хромосом. Половина клеток женского организма имеет отцовскую **X**-хромосому, а половина — материнскую, тогда как в мужском организме все **X**-хромосомы имеют только материнское происхождение. Предполагается, что инактивация второй **X**-хромосомы у девочек происходит не полностью и остаются локусы, ответственные за половое развитие. Полагают также, что основная (неспирализованная) **X**-хромосома ответственна за соматические процессы и не играет существенной роли в половом диморфизме.

На ранних стадиях развития имеется две пары каналов для выведения гамет: Вольфовы потоки (производные мезонефроса) и Мюллеровы каналы (производные парамезонефроса). Благодаря классическим опытам Жоста (A.Jost, 1947, 1953) было установлено, что

если гонада не развивается (или удалена), то со временем Вольфовы протоки подвергаются резорбции, а Мюллеровы каналы продолжают развиваться, превращаясь во внутренние женские половые органы (яйцеводы и матку). То же самое происходит в случае развития гонады по женскому типу. И только если происходит развитие семенника, Вольфовы протоки развиваются в семявыносящие канальцы, а Мюллеровы каналы подвергаются атрофии.

Впоследствии выяснилось, что развитие внутренних половых органов по мужскому типу обусловлено эмбриональной секрецией семенника и отсутствие таковой обязательно приводит к развитию женских половых признаков у плода, имеющего даже мужской набор половых хромосом.

Таким образом, гениталии дифференцируются независимо от хромосомного набора клеток. Яичник зародыша не является источником гормонального воздействия на развитие половых органов (рис. 3).

Формирование гипоталамо-гипофизарной системы регуляции функции половых желез. Известно, что гонадотропины у женщин выделяются циклически и эта цикличность связана с особенностями группы ядер гипоталамуса (преимущественно преоптической зоны). У лиц мужского пола наблюдается тонический тип выделения гонадотропинов (преимущественно медиобазальная зона). Установлено, что гипофиз не обладает половыми различиями и, будучи пересаженными от самца к самке, начинает функционировать циклически.

В эмбриогенезе существует критический период — 8—12 недель (см. рис. 3), во время которого семенник должен «сформировать» гипоталамус по мужскому типу с помощью андрогенов. При недостаточном воздействии тестостерона на гипоталамус в указанный срок эмбрионального развития сохраняется циклический тип секреции гонадотропинов даже при наличии мужского набора половых хромосом **XY**. Если беременной женщине в определенный период вводить большие дозы половых стероидов, то зародыш даже при наличии женского кариотипа и яичников будет обладать мужским типом секреции гонадотропинов.

Развитие самой гонады происходит в направлении формирования структур, изолирующих половые клетки от соматических, а также обеспечивающих половым клеткам возможность выхода во внешнюю среду. Основным различием в этом смысле является одиночный или групповой характер такой изоляции гоноцитов. Первый присущ яичнику (развитие фолликулов в корковой части гонады), второй — семеннику (семенные канальцы образуются из медуллярной закладки). Эти процессы детерминированы генетически и слабо контролируются путем гормонального воздействия. Однако после морфологического оформления гонады приобретают чувствительность к стимуляции гонадотропинами, хотя и не исключено

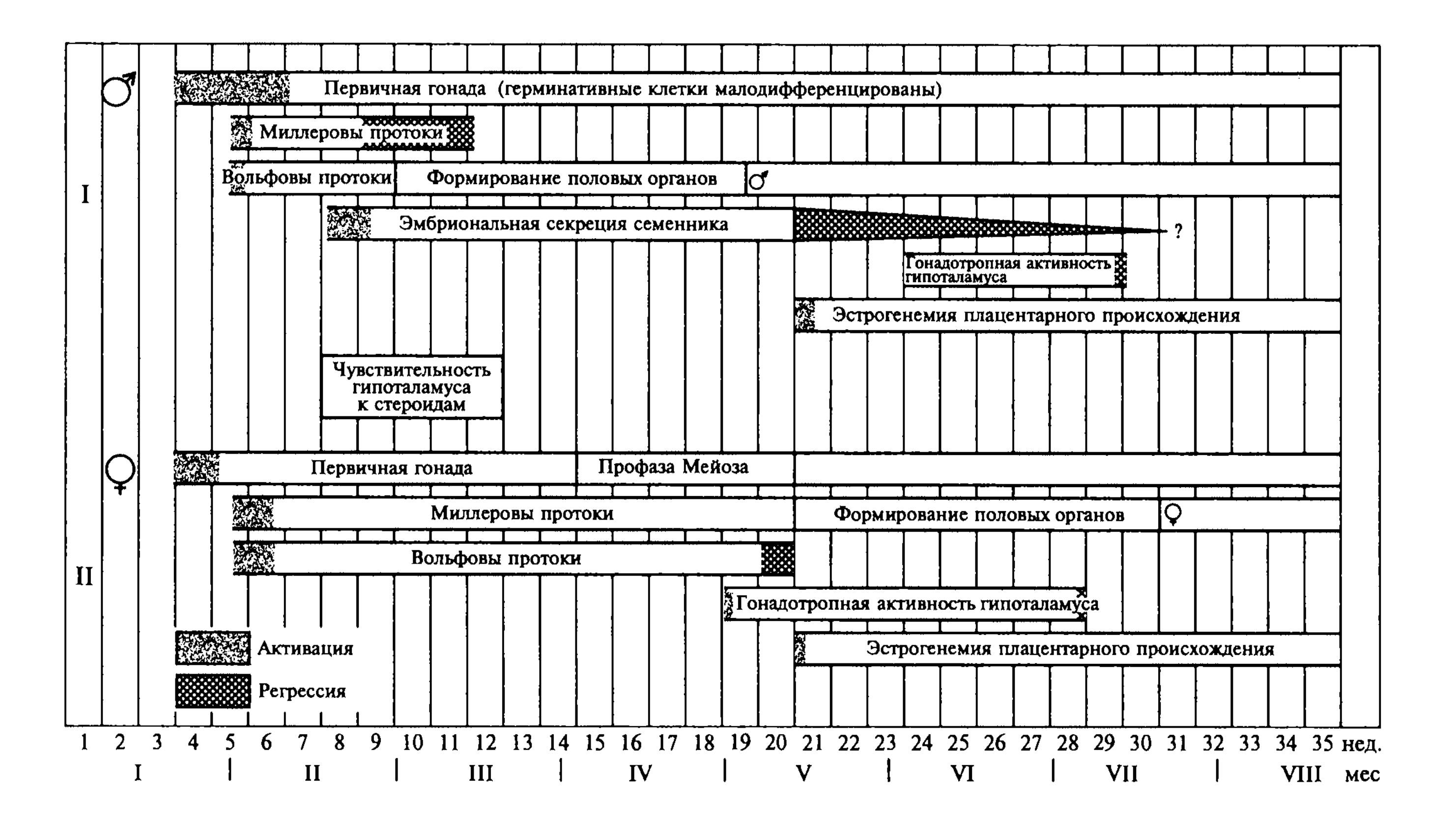


Рис 3. Формирование репродуктивной системы в эмбриогенезе:
I — мальчики, II — девочки

влияние последних на число половых клеток, прошедших первичную стадию своего развития (до мейоза). Стромальные клетки гонад очень чувствительны к стимуляции со стороны гипофиза. Так, мальчики рождаются с хорошо развитыми гландулоцитами (клетками Лейдига), которые, однако, начиная с 7—14-го дня после рождения претерпевают обратное развитие. В период полового созревания гландулоциты вновь начинают развиваться.

Требуют внимания следующие принципиальные моменты внутриутробной дифференцировки пола (рис. 4). Активность половых хромосом проявляется на очень коротком отрезке онтогенеза — в период дифференцирования пола гонады, причем их действие направлено лишь на ткань последней. Все остальные органы проходят стадию развития независимо от половых хромосом. Развитие гипоталамо-гипофизарных структур, а также внутренних и наружных половых органов генетически дифференцировано по женскому типу, и лишь эмбриональная инкреция семенника способна изменить их развитие на развитие по мужскому типу.

Функциональная активность желез внутренней секреции в ранний период внутриутробного развития обусловлена генетически, характеризуется автономностью по отношению к центральной регуляции и ответственна за ее развитие. Литературные сведения и данные наших исследований, проведенных совместно с С. Е. Левиной, свидетельствуют о появлении в крови зародыша человека гормонов щитовидной железы, надпочечников и половых желез уже к 12-й неделе антенатального развития. В последующем деятельность эндокринных желез подчинена контролю со стороны

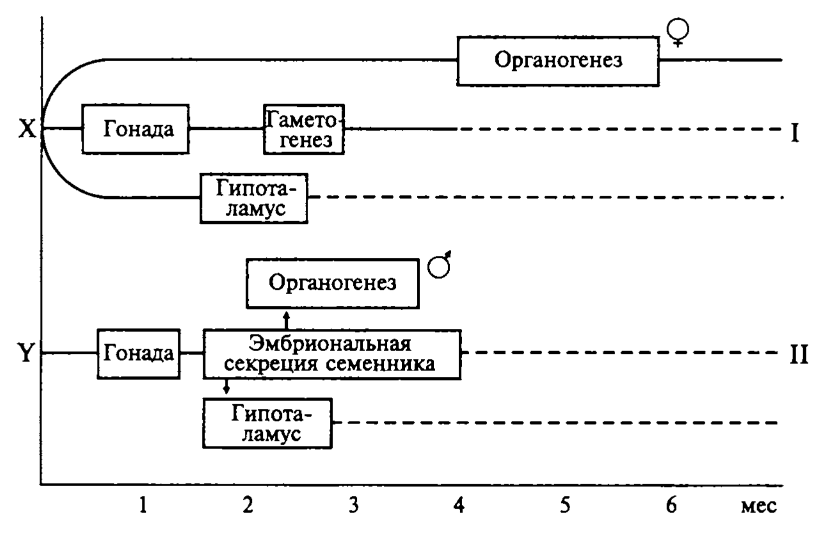


Рис. 4. Принципиальная схема дифференцировки пола:
I — девочки; II — мальчики

нервной системы. Таким образом, формируется единая нейрогормональная регуляция функций, которая и осуществляет центральный контроль, координацию и интеграцию формирования всего многообразия клеток, тканей и органов.

Системы эндокринной регуляции в основном устроены в виде замкнутых петель, так называемой обратной связи. Понятие «внешняя» или «длиннопетлевая обратная связь» возникло в 50-е гг. XX в., после того как было показано, что гормоны желез-мишеней оказывают влияние на активность структур аденогипофиза или определенных центров гипоталамуса. В 60-е гг. было открыто существование особой сети кровеносных сосудов, обеспечивающей доступ гормонов аденогипофиза к нейроцитам гипоталамуса и, следовательно, возможность влияния на уровень своей же секреции. Такая система обратной связи получила название «внутренняя» или «короткопетлевая». В 80-е гг. были представлены первые доказательства существования «ультракороткой обратной связи», т.е. показано, что рилизинг-гормоны могут регулировать свой собственный синтез и освобождение и, как следствие, освобождение соответствующего гормона гипофиза. В зрелом организме механизм короткой обратной связи осуществляется следующим образом: гормоны, проникая по системе внутримозговой циркуляции к гипоталамическим ядрам, контролирующим секрецию гипофиза, подавляют их активность и тем самым снижают активность секреции гипофиза. Обратная связь в регуляции секреции ЛГ замыкается не на структурах срединного возвышения, а на уровне коротких дофаминергических нейронов аркуатного ядра, вырабатывающих гонадотропин — освобождающий фактор.

Изучение гормонов в черепно-мозговой жидкости плодов разного возраста показало, что у плодов мужского пола нет корреляции между уровнем эстрадиола в крови и спинномозговой жидкости, тогда как у плодов женского пола она достоверна. Только у последних имеется положительная корреляция между концентрацией эстрадиола в черепно-мозговой жидкости и уровнем ЛГ. Для фоллитропина (ФСГ) такой зависимости не обнаружено. У зародышей мужского пола она отсутствует для обоих гонадотропинов.

Количество гормонов в черепно-мозговой жидкости не является простым отражением их уровня в крови, скорее, оно отражает развитие связи между гипофизом и гипоталамусом.

С увеличением возраста плодов спонтанная гонадотропная активность их гипофизов снижалась, за исключением ФСГ у плодов мужского пола. Выявлены четкие половые различия в спонтанной секреции; выделение в инкубационную среду обоих гонадотропинов у плодов женского пола было достоверно выше, чем у плодов мужского пола во всех сроках.

Гипоталамическая ткань достоверно стимулировала выделение ЛГ клетками гипофиза плодов мужского пола в период от 20 до 27

недель развития. Не обнаружено достоверного влияния гипоталамуса на секрецию ФСГ, а также влияния его на секрецию ЛГ у плодов женского пола.

Таким образом, активность гипофиза в антенатальном периоде развития человека высока, максимальна — в середине периода и снижается к концу. Антенатально идет активный процесс половой дифференцировки.

Важным является тот факт, что повышение концентрации гонадотропинов (особенно ЛГ) в гипофизе по времени предшествует увеличению их уровня в крови. По-видимому, сначала происходит интенсификация синтеза и лишь затем высвобождение гормонов. Это подтверждается тем, что выявление либериновой активности в гипоталамусе совпадает по времени с минимумом концентрации ЛГ в гипофизе и максимумом — в плазме крови.

Следовательно, установлен факт стимуляции гипоталамусом секреции ЛГ у мальчиков в середине антенатального периода. Связь этой активности гипоталамо-гипофизарной системы с эмбриональной андрогенизацией несомненна. Наличие положительной корреляции между уровнем гонадотропинов в крови и черепно-мозговой жидкости может свидетельствовать о возникновении короткой петли обратной связи между гипофизом и гипоталамусом. У плодов женского пола стимуляция гипоталамусом выброса ЛГ не наблюдается.

Полученные результаты имеют большое значение для понимания закономерностей постнатального развития репродуктивной системы. Они опровергают распространенную теорию о постепенном снижении чувствительности гипоталамических структур к половым гормонам как основной причине начала полового созревания, так как последнее полностью исключает возможность физиологического взаимодействия между гипоталамусом и гипофизом до наступления пубертата. Более вероятной представляется концепция о потенциальной готовности репродуктивной системы к функционированию еще в антенатальном периоде и временном (до начала полового созревания) ее ингибировании. <...>

2. Прохождение через родовые пути

Период рождения является тем афферентным импульсом, который вызывает родовой стресс прежде всего из-за разных изменений гомеостаза, гемодинамики, функции внешнего дыхания. Происходит последовательная смена фаз: ранней адаптации или следового влияния материнского организма, напряжения адаптации (разбалансированности регуляторных систем), относительной стабильности функций устойчивой адаптации.

Учитывая универсальную регулирующую роль нейроэндокринной системы, периодизация постнатальной адаптации наиболее

важна для понимания становления физиологических функций и метаболических параметров организма. Происходит последовательное напряжение функциональной активности следующих гормональных систем после рождения: повышенный выброс катехоламинов, глюкокортикоидов — экстренные нейроэндокринные меры защиты в условиях родового стресса, которые быстро переключаются на долгосрочные, — повышенная секреция тиротропина, кортикотропина, тироксина.

Высокие концентрации катехоламинов в пуповинной крови при рождении важны в инициации дыхания, становлении легочной функции, прекращении секреции жидкости легкими, а также в прохождении метаболической адаптации новорожденных, в частности активации глюконеогенеза, гликогенолиза и липолиза.

Уже в первые 12 ч жизни концентрация катехоламинов в крови снижается до уровня взрослых с преобладанием продукции норадреналина, главным образом экстрамодулярной хромофинной тканью, так как незрелый мозговой слой надпочечников секретирует ограниченные количества адреналина.

Более низкий уровень катехоламинов в пуповинной крови детей, родившихся путем кесарева сечения, является одним из патофизиологических факторов гипергидратации легких, что ухудшает возможности легочного газообмена и неонатальной респираторной адаптации; в частности, снижает показатели внутригрудного обмена воздуха в возрасте 24 ч.

Высокий уровень содержания «тропных» гормонов гипофиза в плазме крови в первые часы жизни отражает контролирующее действие возбужденного гипоталамуса, его тиролиберина, кортиколиберина и соматотропин-рилизинг фактора.

Процесс рождения сопровождается высокой концентрацией в крови кортикотропина в течение первой недели, кортизола — первые 3 ч жизни. Таким образом, прослеживается функционирование гипофизарно-надпочечниковой системы. Быстрое снижение уровня этих гормонов в первые дни жизни обусловлено угасанием стрессорной реакции новорожденного, выведением кортизола материнского происхождения, экскрецией свободных форм кортикостероидов.

Динамика тиротропина в крови у новорожденного характеризуется быстрым нарастанием в возрасте 30 мин — 2 ч с последующим снижением до самого низкого уровня предела нормального колебания — между 1-й и 2-й неделей жизни и постепенным увеличением на 2-м месяце жизни. Повторное повышение уровня тиротропина расценивается как созревание функциональной связи в системе гипофиз — щитовидная железа и сопровождается нарастанием уровня тироксина в крови.

Многие исследователи сообщают о снижении функциональной активности всех звеньев гипофизарно-тиреоидной системы у

новорожденных, извлеченных трансабдоминально, особенно после эндотрахеального надводного обеспечения операции. «Последствие» анастетиков прослеживается более 6 сут в виде нестабильного уровня тироксина, трийодтиронина и резкого повышения уровня тиротропина в крови.

Концентрация тироксина (Т4) и трийодтиронина (Т3) в крови быстро увеличивается и остается у новорожденных повышенной в течение 48 ч жизни с последующим снижением.

Высокое содержание соматотропина (СТГ) снижается в первые часы постнатальной жизни. Реакция соматотропной функции гипофиза новорожденных на физиологические раздражители неадекватна: отсутствуют тормозные влияния ЦНС и центральные механизмы регуляции секреции соматотропина, а введение глюкозы, глюкогена вызывает повышение уровня соматотропина в крови. В 7—30-дневном возрасте впервые прослеживается угнетение секрекции соматотропина при введении глюкозы: до 3 мес отсутствует индуцированный сном выброс соматотропина, но рано реализуется зрелый ответ с повышением продукции соматотропина на вызванную инсулином гипогликемию.

Повышенное содержание соматотропина в первые часы жизни расценивается как приспособительный процесс, участвующий в перемоделировании энергетического обеспечения организма благодаря адипокинетическому и анаболическому эффектам.

Становление ростовых эффектов соматотропина зависит и от тиреоидного фона организма: низкая концентрация соматомедина «С» в крови установлена у детей со сниженной функцией щитовидной железы.

Клиническая симптоматика гипертензионного синдрома у детей, рожденных с помощью кесарева сечения, возможно связана с недостаточным выбросом в кровь катехоламинов из-за отсутствия родового стресса, так как именно катехоламины инициируют дыхание, прекращают секрецию жидкости легочной тканью и способствуют становлению газообменной функции легких. Вероятно, длительная кислородная недостаточность, к которой так чувствительна ЦНС, является патогенетическим звеном в появлении гипертензионного синдрома в последующем. При этом определенный вклад вносит отсутствие подготовительного этапа к влиянию атмосферного давления на череп новорожденного, который при физиологических родах происходит во время прохождения через родовые пути матери.

3. Первый год жизни

В период детства эстрогены секретируются в настолько малом количестве, что не индуцируют развития репродуктивных органов.

Активность незрелых семенников и яичников можно стимулировать экзогенными гонадотропинами. Поэтому сохранение препубертатного состояния вовсе не означает неспособность яичников реагировать на гонадотропную стимуляцию. Скорее дело заключается в отсутствии этой стимуляции. В эксперименте гипофиз неполовозрелого животного — самца или самки будучи трансплантирован в турецкое седло взрослого гипофизэктомированного животного, быстро приобретает характерную для взрослых реактивность. Это свидетельствует о том, что отсутствие или наличие половозрелости определяется не яичниками и не гипофизом, а состоянием супрагипофизарных тканей, т. е. мозгом.

Концентрация тестостерона в периферической крови новорожденных мальчиков выше, чем у девочек. Однако в конце первой недели жизни этот гормон практически не обнаруживается в крови детей обоего пола. С 1 до 4—7 мес у здоровых мальчиков наблюдается существенное повышение содержания тестостерона, достигающего примерно половины его уровня у взрослых мужчин. В это время высок и уровень ЛГ. В возрасте 6—7 мес концентрации ЛГ и тестостерона вновь незначительно падают и не возрастают уже вплоть до пубертатного периода. Повышение уровня гормонов в первое полугодие жизни известно под названием инфантильного выброса тестостерона; его биологическое значение неясно. Не исключено, что в этот период происходит некий важный импринтинг.

До наступления пубертатного периода уровень гонадотропинов в крови у девочек и мальчиков низок. Исследование резерва гонадотропинов путем определения их прироста после введения ГнРГ показывает, что у мальчиков гипофиз содержит больше ЛГ, а у девочек — ФСГ.

ФСГ играет существенную роль в физиологии обоих полов, поскольку действует на соматические клетки (клетки гранулезы, клетки Сертоли), контролирующие микросреду, в которой развиваются и созревают соответствующие зародышевые клетки. Эстрогены стимулируют деление клеток гранулезы, предварительно испытавших воздействие ФСГ, и совместно с ФСГ индуцируют в этих клетках ароматазу, которая превращает тестостерон в эстрадиол. Кроме того, эстрогены совместно с ФСГ участвуют в индукции рецепторов как ЛГ, так и ФСГ. Рецепторы ФСГ характерны только для клеток гранулезы, но рецепторы ЛГ обнаруживаются на клетках тэки, интерстициальных клетках, клетках желтого тела, а также (иногда) на клетках гранулезы. По мере приобретения последними рецепторов ЛГ они теряют какую-то часть рецепторов ФСГ и соответственно способность реагировать на него. Вторая важнейшая функция ЛГ связана с овуляцией. Он стимулирует синтез прогестерона и простагландинов, принимающих участие в этом процессе.

Хорошо известно, что дети наиболее интенсивно растут в первые годы жизни, однако редко учитывается тот факт, что скорость роста падает начиная со второй половины внутриутробного периода (рис. 5, *Б*). Эта закономерность в общих чертах сохраняется на протяжении всего детства, вплоть до начала пубертата. Таким образом, препубертатный рост можно отнести к разряду экспоненциальных процессов (рис. 5, *А*).

Вплоть до начала пубертата различия в скорости роста мальчиков и девочек несущественны. Статистически рост мальчиков при рождении больше, чем девочек, однако это преобладание не сохраняется постоянно. Более того, наблюдается тенденция к выравниванию роста, так как удельная скорость роста довольно жестко связана с весом новорожденного.

Период от 1 года до появления первых признаков процесса полового созревания расценивается как этап полового инфантилизма, т.е. подразумевается, что в это время ничего не происходит. Однако незначительное и постепенное увеличение секреции гормонов гипофиза и гонад — косвенное свидетельство созревания диэнцефальных структур.

Закономерности роста и соматического развития детерминированы генетически. Согласно современным воззрениям основную роль в реализации этой генетической информации играют гормоны. Они являются как бы посредниками между внешней и внутренней средой организма, с одной стороны, и генами — с другой. Так, один и тот же гормон стимулирует синтез ферментов

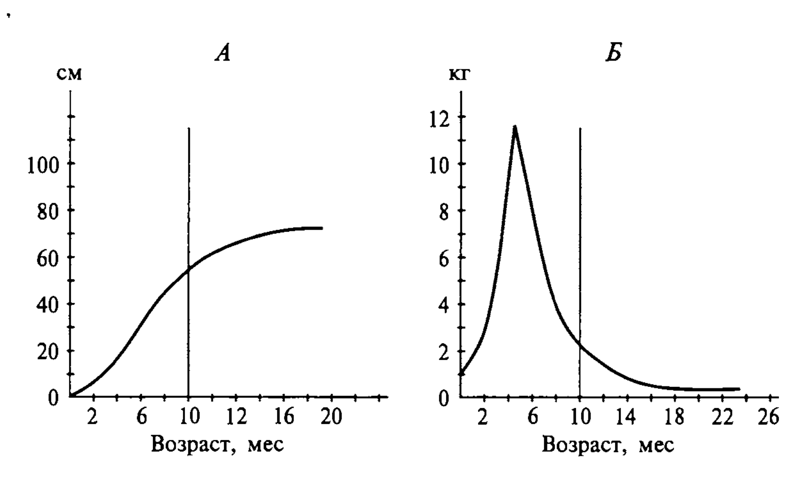


Рис. 5. Размеры тела (*А*) и ежемесячная прибавка роста (*Б*) у детей в течение первых лет жизни, включая внутриутробное развитие (в акушерских месяцах) (Дж. Таннер, 1968)

в разных органах; специфичность образующихся ферментов создает вторичное многообразие эффектов гормонов. В свою очередь, гормоны способны изменять генетическую информацию, воспроизводимую на матричной РНК. Таким образом, способность систем организма достигать своего конечного уровня развития, несмотря на различие внешних факторов, может быть объяснена тем, что в разных ситуациях в организме складывается своеобразное соотношение гормонов, оптимальное для реализации генетической информации.

В начале XX столетия главенствующую роль в регуляции роста и соматического развития отводили щитовидной железе.

Важнейшей стороной онтогенеза организма являются процессы его роста. Их сущность сводится к закономерному увеличению размеров тела и его клеточной массы до пределов, строго установленных генетически.

Среди гормонов соматотропину (гормону роста) принадлежит особое место в системной регуляции ростовых процессов в организме. Одна из главных функций этого гипофизарного гормона — стимулирующее влияние на линейный рост, общие размеры тела, его массу, размеры и массу отдельных органов.

Гормон роста начинает синтезироваться в гипофизе человека уже с 12-й недели эмбрионального развития, а увеличение его концентрации происходит с 20-й недели и особенно существенно после 30-й недели. В это время содержание гормона в крови плода в 40 раз превышает его уровень в крови взрослого человека и до рождения одинаково у плодов обоего пола. В кровь плода гормон роста активно выводится с начала второго триместра, и концентрация в крови сохраняется стабильной до его конца, а после 30—32-й недели она снижается. Перед родами концентрация СТГ постепенно снижается в 10 раз.

Известно, что ростовая активность гормона у эмбриона и на самых ранних этапах постэмбрионального развития невелика. В эти периоды онтогенеза, характеризующиеся наибольшей интенсивностью ростовых процессов, последние лишь на 20 % зависят от функции гипофиза. В указанные периоды СТГ выполняет в организме, по-видимому, не столько ростовые, сколько адаптивные функции. Его участие в ростовых процессах наиболее полно проявляется позднее, в фазе вторичного подъема, происходящего на фоне стабилизации интенсивности роста. Очевидно, в эти периоды в тканях созревают механизмы, обеспечивающие проявление определяющего влияния гормона на соматический рост и синтез белка.

При возникновении СТГ-продуцирующих опухолей гипофиза у человека в раннем детском возрасте развивается заболевание, известное под названием «гигантизм». Для этого заболевания характерно значительное, пропорциональное увеличение роста и

массы тела за счет увеличения массы костей, мышц, внутренних органов. При гигантизме рост может достигать в отдельных случаях 2 м 70 см, масса 220 кг (при средней норме 1 м 70 см и 70 кг соответственно). Если опухоли гипофиза, продуцирующие СТГ, возникают у человека в более позднем детском или раннем юношеском возрасте, когда зоны роста многих костей уже закрыты, развивается другой тип патологии — акромегалия. Она также связана с гиперпродукцией СТГ, но проявляется в неравномерном разрастании скелета, непропорциональном увеличении некоторых костей черепа, нижней челюсти, кистей рук, стоп, хрящей (носа, ушных раковин), фиброзной ткани в суставах, некоторых мышц и т.д.

В случаях недостаточности СТГ в организме ребенка развивается обратная форма патологии ростовых процессов — гипофизарная карликовость (лиллипутизм, гипофизарный нанизм). Рост и масса у таких больных могут быть вдвое меньше, чем у здоровых людей.

Интересно, что далеко не всегда интенсивность роста и увеличение массы тела определяются уровнем гипофизарной продукции гормона и концентрации его в крови. Очевидно, что интенсивность ростовых процессов в значительной мере зависит не только от уровня гормона в крови, но и от чувствительности тканей к гормону.

В растущем организме наиболее чувствительны к действию соматотропина хрящевая ткань, и прежде всего хрящи, расположенные в эпифизарной области трубчатых костей. Именно хрящевые зоны и обусловливают рост костей и всего скелета в длину. При оссификации активных хрящевых зон рост костей постепенно прекращается. СТГ стимулирует хондриогенез в зонах роста костей, усиливая пролиферативные процессы в хрящевой ткани и синтез в ней ряда структурных белков (в частности, каллогена) и мукополисахаридов (в частности, хондроитисульфата). После закрытия активных центров в хрящевых зонах они становятся нечувствительными к гормону.

В настоящее время основным гормоном, регулирующим рост и соматическое развитие, считается соматотропин (СТГ, гормон роста). Физиологическое действие соматотропина связано с анаболическим эффектом на содержащие белок ткани, в том числе и на костную систему. При этом наиболее интересной особенностью является преимущественное действие гормона на рост трубчатых костей, в первую очередь на их рост в длину.

Изучение механизма действия ГР на уровень инсулина в крови и рост клеточных структур привело к открытию семейства циркулирующих пептидов, имеющих некоторые общие свойства: 1) их концентрация в сыворотке зависит от ГР; 2) в тканях (кроме костей) они проявляют инсулиноподобную активность (т.е. сти-

мулируют утилизацию глюкозы) и 3) in vitro стимулируют рост хряща.

Как свидетельствуют работы с очищенным ГР, сам гормон не стимулирует включение SO_4 в хондроитинсульфат хрящевой ткани in vitro. «Сульфирующим фактором», опосредующим действие ГР на хрящ, является соматомедин. Подобным действием обладает вещество пептидной природы, получившее название «инсулиноподобный фактор роста» (ИФР).

В крови присутствует не менее трех различных соматомединов, но наиболее изученным является соматомедин С. Местом его синтеза считается печень, хотя стимуляция выработки соматомедина изолированной перфузируемой печенью требует чрезмерно высокой концентрации ГР. В эксперименте частичная гепатэктомия приводит к 75 %-ному падению уровня соматомедина в плазме, а в крови печеночной вены его концентрация оказывается выше, чем в периферической.

Период полураспада введенного меченого соматомедина составляет 2—4 ч, что гораздо больше, чем для других пептидных гормонов, период полураспада которых всего 20—30 мин. Причина столь длительной задержки соматомедина в крови заключается в том, что он циркулирует в связанной с сывороточными белками форме, причем участки связывания специфичны и насыщаемы. У гипофизэктомированных животных период полураспада соматомедина падает до 8 мин, и это позволило ряду исследователей предположить, что ГР регулирует в основном не синтез соматомедина, а синтез его белков-переносчиков.

Концентрация соматомедина С изменяется с возрастом. В крови пуповины (у новорожденных) она составляет около 0,3 ед/мл, а у детей двухлетнего возраста — 0,4—0,5 ед/мл. У взрослых его уровень достигает 1—2 ед/мл. Эти цифры свидетельствуют о том, что в период наиболее интенсивного роста либо повышена чувствительность тканей к соматомедину, либо ускорен его кругооборот. Обнаружена тесная положительная корреляция между уровнем соматомедина С в сыворотке и скоростью роста у 31 ребенка с гипопитуитаризмом, получавших в течение длительного времени ГР человека.

При белково-калорическом голодании (квашиоркор) уровни ГР в плазме повышены, а содержание соматомедина, определяемое всеми тремя методами, снижено. Подобно этому, у людей с мутацией, приводящей к карликовости Ларона, высокие уровни ГР в плазме наблюдаются на фоне низкого содержания соматомедина. У таких больных лечение ГР не стимулирует рост и не повышает уровень соматомедина. Эти наблюдения, как и данные по белково-калорической недостаточности, согласуются с представлением о роли соматомедина в торможении секреции ГР по механизму обратной связи.

Возрастные характеристики становления отдельных систем эндокринной регуляции

Об особенностях становления отдельных звеньев эндокринной системы обычно судят по данным концентрации гормонов в крови.

Становление системы гипофиз — щитовидная железа в процессе развития

Выявлены характерные особенности становления функциональной активности системы гипофиз—щитовидная железа. Обращает на себя внимание относительная стабильность тиреотропной функции гипофиза на протяжении всего обследованного возрастного периода развития мальчиков. Наибольшие концентрации тиреотропина обнаружены в возрасте 6, 7 и 8 лет: $3{,}88 \pm 0{,}21$; $4{,}61 \pm 0{,}64$ и $3{,}56 \pm 0{,}17$ мМЕ/л соответственно. С 9 лет уровень концентрации гормона устанавливается в определенном диапазоне колебаний, имея небольшую тенденцию к увеличению в 13 — 14 лет.

В отличие от тиреотропной функции гипофиза щитовидная железа, по данным наиболее эффективного гормона — трийодтиронина, максимально активна в возрасте 4 — 6 лет (до $4{,}42 \pm 0{,}12$ нмоль/л). Затем уровень концентрации гормона снижается, в 11 лет достигая достоверных значений $1{,}92 \pm 0{,}17$ нмоль/л ($p < 0{,}05$). В 13 — 14 лет следует пубертатное увеличение активности щитовидной железы, не столь значительное по сравнению с наблюдавшимся до 6 лет.

Расчет коэффициентов вариации (V) уровня каждого из индивидуальных показателей в виде процентного отношения сигмального отклонения и средней свидетельствует о значительном разбросе индивидуальных показателей у мальчиков в возрасте 3 — 5 лет для тиреотропного гормона гипофиза и 5 — 7 лет для трийодтиронина. Формирование устойчивых обратных связей в системе гипофиз — щитовидная железа происходит в возрасте 8 — 9 лет. Повышение активности системы гипофиз — щитовидная железа в период полового созревания не ведет к рассогласованию в системе регуляции.

Полученные данные свидетельствуют об относительно раннем созревании этой системы по сравнению с другими, как это будет видно в последующем. <...>

Влияние гормонов на рост в процессе полового развития

Ростовые процессы зависимы от сложных влияний гормонального воздействия и испытывают на себе непосредственное влияние всего спектра исследованных гормонов.

С целью раскрытия механизмов реализации инкреторных стимулов на проявление признаков соматического развития проведен корреляционный анализ.

Установлено, что тиреоидные гормоны (по корреляционным отношениям с трийодтиронином) оказывают положительный эффект на увеличение длины тела, однако достоверных значений коэффициента корреляции на протяжении всего рассмотренного периода не выявлено (рис. 6), коэффициент корреляции был в пределах от +0,19 до −0,04.

Тиреоидные гормоны влияют на рост, обеспечивая синтез гормона роста и ускорение обменных процессов. Экспериментальные исследования последних лет подтверждают, что в физиологических дозах тиреоидные гормоны оказывают прежде всего белково-анаболический эффект и что ускорение окислительных процессов представляет собой вторичное влияние, направленное на образование

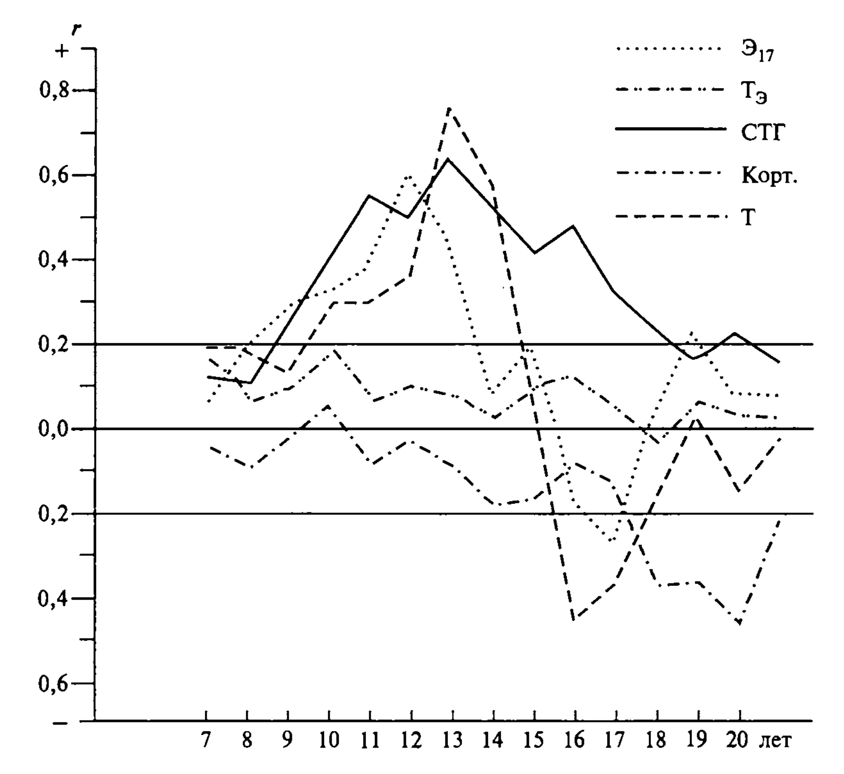


Рис. 6. Возрастная корреляционная зависимость отдельных гормонов и длины тела в период полового созревания у мальчиков:

по оси координат — возраст (лет); по оси ординат — коэффициенты корреляции концентрации гормонов в плазме крови с возрастом: Э — эстрадиола, Т — трийодтиронина, СТГ — соматотропина, Корт. — кортизола и Т — тестостерона

созидательной энергии. Тиреоидные гормоны обеспечивают равновесие между анаболическими и катаболическими процессами, являющимися необходимым условием для нормального роста. Гормоны щитовидной железы оказывают морфологический эффект и влияют на дифференцировку тканей. Т. Г. Курбанов с соавторами показали влияние тиреоидных гормонов наряду с другими гормонами на процессы оссификации и дифференцировки скелета. В отношении костной структуры эффект тиреоидных гормонов выражается в обеспечении нормальной костной структуры.

На увеличение длины тела доминирующее влияние оказывает прежде всего соматотропин (см. рис. 6). На протяжении возрастного периода от 2 лет до 21 года изменения концентрации соматотропина находятся в положительной корреляционной связи с динамикой увеличения длины тела. Отмечено три пика высокой корреляции этих показателей в 11, 13 и 16 лет ($r = +0{,}56$; $+0{,}64$; $+0{,}48$ соответственно). Достоверность корреляционных отношений между концентрацией гормона роста и длиной тела утрачивается в 18,5 лет.

Обеспечения пластических и энергетических сторон ростового процесса одного соматотропного гормона недостаточно. Необходимо его взаимодействие с соматомедином, инсулином, инсулиноподобными ростовыми факторами, тиреоидными и половыми гормонами.

Влияние андрогенов на увеличение длины тела носит фазовый характер. Достоверные положительные корреляционные отношения между динамикой ростовых показателей и возрастными изменениями концентрации тестостерона отмечаются с 11 до 15,5 лет. Наиболее тесные корреляции прослеживаются в возрасте от 12,5 до 14,5 лет (см. рис. 6). Через год характер отношений резко меняется, становится отрицательным, и в 16 лет показатели становятся достоверными $r = -0{,}48$. Такая зависимость сохраняется до 18 лет, когда достоверность отрицательной корреляционной связи между показателями длины тела и концентрацией тестостерона исчезает.

Тестостерон обладает мощным анаболическим действием. Его способность стимулировать белковый синтез распространяется на хрящевую и костную ткани. Как видно из полученных данных, значительное влияние его на длину тела проявляется в первую половину периода полового созревания. Стимулирующее воздействие на рост продолжается до закрытия эпифизарных зон роста, т. е. способствуя усилению ростовых процессов, тестостерон уменьшает потенциальные возможности роста, влияя на созревание костных структур трубчатых костей.

При преждевременном половом созревании закрытие эпифизарных зон роста происходит раньше, в связи с этим рост тела в длину приостанавливается и возникает умеренная низкорослость.

Динамика скелетообразования служит одним из решающих критериев в оценке степени развития индивидуума. На основании

рентгенологической характеристики точек окостенения и закрытия эпифизарных зон роста выводится такой важный показатель, как «костный возраст». Наиболее часто в этих целях используются рентгенограммы кистей рук, включая дистальные отделы предплечья как наиболее удобный и рационально безопасный объект исследования.

Завершение окостенения называется иногда скелетной зрелостью и связано с успешной реализацией полового созревания. Одним из достоверных признаков задержки полового созревания является задержка появления точек окостенения. Особое место в процессах оссификации занимают половые гормоны, в частности у мальчиков — тестостерон. Наряду с мощным анаболическим эффектом на белковые ткани (в том числе и костную) половые гормоны обладают выраженной минерализующей активностью, что проявляется в утолщении костей, повышении их плотности и приобретении архитектоники, характерной для костной ткани зрелого индивидуума.

Женский половой гормон — эстрадиол, который в определенных концентрациях определяется в крови мальчиков, также связан с ростовыми процессами. Пубертатное увеличение концентрации этого гормона происходит раньше, чем основного мужского гормона — тестостерона. На увеличение длины тела эстрадиол оказывает положительное влияние с 8 до 13,5 лет. Наибольшие значения положительной корреляции выявлены в 11,5 лет, $r = +0,61$. После 13,5 лет корреляционная зависимость этих показателей становится отрицательной, в 16 лет достигая достоверных значений, $r = -0,28$ (см. рис. 6). Являясь гормонами анаболического действия, эстрогены стимулируют рост и белковый синтез, тормозящее влияние на общий рост организма сказывается в активации процессов окостенения эпифизарных зон роста трубчатых костей.

Надпочечниковые гормоны, и в частности кортизол, по нашим данным, оказывают отрицательное влияние на ростовые процессы. Концентрация кортизола в крови по отношению к длине тела находится в отрицательной корреляционной зависимости на протяжении всего обследованного возрастного периода (см. рис. 6). Достоверность зависимости определяется с 17 лет и не изменяет характера отношений до 21 года.

Еще в 60-х годах установлено, что введение глюкокортикоидов или стимуляция эндогенной продукции введением кортикотропина экспериментальным животным приводит к остановке роста. Более того, введение соматотропина не оказывает обычного активирующего влияния на рост и белковый синтез, если оно сочетается с введением больших доз глюкокортикоидов. У детей, леченых массивными дозами глюкокортикоидов, наблюдается задержка роста, такой же эффект выражен при гиперфункции

надпочечников. У детей, усиленно лечившихся соматотропином (гипофизарный нанизм) эффект лечения тормозится, если им вводили глюкокортикоиды.

Эффект угнетения ростовых процессов глюкокортикоидами связан с их катаболическим действием. Они стимулируют распад цитоплазматических белков в пользу образования жиров и углеводов из освободившихся аминокислот.

Подводя итог, можно сделать вывод о том, что пубертатный скачок роста обусловлен влиянием синергического воздействия соматотропного гормона посредством соматомединов, инсулина и половых стероидов, большая доля из последних приходится на тестостерон. В литературе немало указаний на стимуляцию соматотропной функции гипофиза малыми дозами тестостерона и угнетающее действие больших доз. Уменьшение скорости роста в конце пубертата зависит от воздействия стероидов на созревание эпифизарных зон роста и снижение соматотропной функции гипофиза.

Определение физиологических периодов становления системы эндокринной регуляции

В результате проведенных исследований получен ряд новых фактов, имеющих существенное значение для дальнейших научных исследований и для практического здравоохранения.

Выявлены специфические механизмы развития эндокринной системы в целом и ее отдельных звеньев, установлены закономерности их интеграции и реализации на отдельных этапах.

Согласованность последовательных сдвигов активности эндокринных желез выступает как феномен гетерохронии. При этом наблюдается три уровня гетерохронии: межсистемная, подразумевающая существование самостоятельной динамики активности, соответственно гипофиза и щитовидной железы, гипофиза и гонад, гипофиза и надпочечников и т.д.; межорганная, для которой характерна более ранняя активация гипофиза, а затем уже периферической железы, что влечет за собой временное рассогласование их деятельности; внутриорганная, примером которой может служить более раннее повышение концентрации фоллитропина в ходе развития пубертата, чем уровня концентрации лютропина, более раннее повышение содержания эстрадиола, чем тестостерона. Все это свидетельствует о наличии четкой постоянной качественной взаимосвязи и постоянно меняющихся количественных соотношений между элементами эндокринной системы с заранее заданной временной иерархией этих элементов и происходящих на их уровне регуляторных процессов. При этом установлено, что изменение активности одного из компонентов системы является фактором разрешающего характера для изменения

активности второго, который, в свою очередь, обеспечивает условия последующего изменения третьего компонента.

Установлена определенная закономерность последовательности активации отдельных звеньев эндокринной системы и достижения дефинитивного уровня регуляции. До периода полового созревания организм нуждается в достижении определенной зрелости, достаточного роста и массы тела для удовлетворительной реализации развития репродуктивной системы. Ведущая роль в этот период принадлежит функции щитовидной железы и соматотропному гормону гипофиза. Максимальная активность щитовидной железы выявлена в 5-летнем возрасте, а устойчивые обратные связи в системе гипофиз — щитовидная железа формируются уже в 8—9 лет.

Как свидетельствуют литературные источники, данные экспериментальных исследований и клинические наблюдения за больными кретинизмом, гормон роста проявляет свое биологическое действие лишь в синергизме с другими факторами, среди них большая роль принадлежит тиреоидным гормонам. В данном случае их значение можно рассматривать как фактор разрешающего характера для проявления действия соматотропина.

Уменьшение процесса ингибирования гонадотропинов является одним из важных физиологических механизмов полового созревания. Снижение концентрации ингибитора в моче у детей ведет к увеличению активности фолликулостимулирующего гормона. Последний подготовляет органы-мишени для дальнейшей активации гонадотропной функции гипофиза — повышения концентрации в крови лютеинизирующего гормона.

В период пубертата повышению средних показателей содержания гонадотропинов предшествует увеличение вариабельности этих показателей. В развитии пубертатной активности гонад существует период, когда большой диапазон колебаний индивидуальных показателей половых гормонов свидетельствует об отсутствии сформированной обратной связи.

Наиболее высокий уровень чувствительности гонад к лютропину определяется в возрасте 16—17 лет. В этот же период начинает устанавливаться дефинитивный уровень регуляции в системе гипофиз — гонады.

Пубертатная активация оси гипофиз — надпочечники происходит позднее относительно уже рассмотренных звеньев эндокринной системы. Первое увеличение концентрации кортизола отмечается в 14 лет, максимальный уровень чувствительности коры надпочечников к кортикотропному гормону гипофиза определяется в 18—19 лет.

Таким образом, определилась модель целостной функциональной развивающейся эндокринной системы: до периода полового созревания ведущим звеном, ответственным за дальнейшее

развитие организма, являются система гипофиз — щитовидная железа и соматотропная функция гипофиза; при наступлении периода полового созревания активизируется система гипоталамус — гипофиз. Прежде всего это проявляется в повышении циркуляции фолликулостимулирующего гормона, затем лютеинизирующего, что ведет к увеличению активности половых желез. Уже на этом фоне начинается пубертатное повышение функции системы гипофиз — надпочечники, что способствует еще большему насыщению организма стероидными гормонами. Через определенный промежуток времени после пубертатных всплесков, проявляющихся в превышении дефинитивных значений концентрации гормонов, все системы эндокринных желез приходят к оптимальному уровню регуляции взрослого индивида.

Клинико-физиологические периоды становления целостной системы эндокринной регуляции

Нулевая стадия — стадия новорожденности

Эта стадия полового развития очень важна для понимания некоторых изменений в организме до начала собственно полового созревания. Она отличается по характеру от последующей длительной стадии инфантилизма. Выделение этой стадии необходимо потому, что на ее протяжении могут выявиться врожденные нарушения репродуктивной системы. Эта стадия характеризуется наличием в организме циркулирующих материнских гормонов, а также постепенным регрессом деятельности собственных желез внутренней секреции после прекращения стимуляции последних в антенатальном периоде.

Клинически стадии свойствен так называемый половой криз новорожденных. Он особенно ярко проявляется в своеобразном состоянии репродуктивного аппарата. Иногда у новорожденных девочек отмечается реакция со стороны матки, появляются кровянистые менструальноподобные выделения, а также ложное thelarche вплоть до секреции молока. Подобная реакция молочных желез в период новорожденности бывает и у мальчиков.

В этот период отмечается повышенное содержание соматотропина в плазме крови и, как следствие, наибольшие темпы роста по сравнению с последующим ростом детей до пубертата.

Первая стадия — стадия детства (инфантилизм)

Характерно медленное, практически незаметное развитие репродуктивной системы при постепенном, но неуклонном соматическом развитии организма. Ведущая роль в этот период принадлежит

гормонам щитовидной железы и соматотропному гормону гипофиза через посредство соматомединовой активности и инсулина.

У девочек начиная с 3 лет отмечается более высокий уровень соматотропина, и они опережают в росте своих сверстников мальчиков. Максимальная активность щитовидной железы выявлена в 5-летнем возрасте, а устойчивые обратные связи в системе гипофиз — щитовидная железа формируются уже в 8—9 лет. Непосредственно перед пубертатом секреция соматотропина еще больше возрастает и образует препубертатный пик с соответствующим усилением роста. Уровень эстрогенов и кортикостероидов повышается медленно, достигая к концу периода лишь 1/3 уровня взрослых. Наружные и внутренние гениталии развиваются малозаметно, вторичных половых признаков нет. Стадия заканчивается в 8—10 лет.

У мальчиков эта стадия более длительна, секреция соматотропина находится на меньшем уровне, однако за счет длительности его воздействия ускоренный темп роста сохраняется дольше (до 10—13 лет). Функция коры надпочечников развивается приблизительно так же, как у девочек. Существенной динамики первичных и вторичных половых признаков не наблюдается.

В этот период функционально способная репродуктивная система находится под контролем тормозных процессов со стороны ее центральных участков. Одним из таким механизмов является гонадотропин-ингибирующий фактор. Данные литературы свидетельствуют о том, что молекула ГИФ по молекулярному весу, иммунным и другим свойствам близка к молекуле гонадотропина, но не обладает способностью стимулировать гонады. Входя в конкурентное взаимодействие с гонадотропинами за соответствующие рецепторы в органах-мишенях, гонадотропин-ингибирующий фактор (ГИФ) блокирует гонадотропный эффект. На этом свойстве основана методика определения ингибитора, разработанная нами (Н. Б. Сельверова с соавт., 1976). Этот же механизм возможен для гипоталамических центров, регулирующих деятельность гипофиза по принципу обратной связи.

Результаты анализа данных литературы и наших исследований позволяют предположить, что ГИФ не идентичен каким-либо гормонам эпифиза, скорее последние обусловливают продукцию ингибитора гипофизом. Ингибирующее влияние на гипофиз биологически целесообразно, так как препятствует функционированию репродуктивной системы до периода, когда остальные функции организма (рост, адаптация) достигают своего достаточного развития. Известно, что эпифиз является органом, обеспечивающим временное взаимодействие репродуктивной системы с другими системами организма. Тот факт, что секреция ГИФ сохраняется в период активной репродуктивной деятельности, закономерно изменяется в ходе полового цикла и исчезает лишь при

угасании половой функции, свидетельствует, что его роль не исчерпывается участием в регуляции пубертатного развития. Концепция о начале пубертата как результата «старения» гипоталамуса и снижения чувствительности его к половым гормонам, следствием чего и является повышение активности половых желез, не подтвердилась.

Вторая стадия — гипофизарная — начало пубертата

Полученные в ходе исследований доказательства активации центральных регуляторных процессов, лежащих в основе полового созревания, следующие. Во-первых, к началу полового созревания происходит снижение экскреции с мочой ингибитора гонадотропинов. Во-вторых, изменение уровня концентрации в крови фоллитропина и лютропина предшествует изменениям уровня концентрации в крови тестостерона. В-третьих, увеличение разброса колебаний индивидуальных показателей фоллитропина и лютропина предшествует аналогичному по регуляторному смыслу увеличению разброса колебаний уровней эстрогенов и тестостерона. Последнее свидетельствует о том, что в пубертатной активности гонад существует период, когда значительная гонадотропная стимуляция не дает эффективного стероидогенеза. Большой диапазон колебаний индивидуальных показателей половых гормонов в этот период указывает на отсутствие сформированной обратной связи.

Одним из признаков развития системных взаимоотношений эндокринных желез в ходе полового созревания является повышение чувствительности половых желез к гонадотропным гормонам. Это проявляется в увеличении количества тестостерона на единицу лютропина и фоллитропина, в увеличении функциональных возможностей половых желез в результате их усиленного развития в период полового созревания вследствие гонадотропной стимуляции. Таким образом достигается все большая согласованность, развитие, а затем и стабилизация взаимосвязей между гипофизом и гонадами.

С помощью экспериментальных исследований удалось охарактеризовать ряд основных факторов, обусловливающих увеличение чувствительности гонад к стимулирующему влиянию гонадотропинов в процессе полового созревания. Ими являются: изменение интенсивности выведения гонадотропных гормонов из циркулирующего русла, изменение активности фиксации гонадотропинов в гонаде, фактор «вторичного посредника» (циклического АМФ), ответственного за передачу стимулирующего воздействия гонадотропинов с их рецепторов на внутриклеточные субстраты, изменение синтеза и секреции андрогенов.

Клинически эта стадия выявляется у девочек с 8—10, у мальчиков с 10—13 лет. Наблюдается резкая активизация гипофиза

(включая гонадотропную и соматотропную функции). Усиление секреции соматотропина более выражено у девочек; они как бы находятся на вершине пубертатного скачка роста, у мальчиков он лишь начинается и не так выражен, как в последующей стадии.

У лиц обоего пола интенсивно выделяется фоллитропин, стимулирующий развитие семенных канальцев в яичках, что влечет за собой у мальчиков быстрое увеличение размеров тестикул. В 10 лет у 28 % мальчиков отмечается значительное изменение яичек, что является первичным морфологическим признаком начала пубертата. У мальчиков 11 лет увеличение яичек наблюдается в 67 % случаев. В возрасте 12 лет этот морфологический признак пубертата выражен почти у всех.

На этой стадии у девочек появляется первый признак полового созревания девочек — увеличение молочных желез (thelarche). Рост молочных желез иногда начинается асимметрично, что связано, по-видимому, с разной чувствительностью тканей к стимулирующему влиянию гормонов. Чаще первой увеличивается левая железа; в дальнейшем эта асимметрия исчезает.

Развитие молочных желез протекает весьма характерно: сначала железистую ткань можно только пропальпировать, затем выпячивается околососковый кружок. В последующем наряду с развитием железистой ткани откладывается жировая ткань и образуется зрелая молочная железа.

Продолжается незначительная активация функции коры надпочечников. Надпочечниковые андрогены вместе с появляющимся небольшим количеством половых гормонов иногда могут приводить к начальному скудному оволосению гениталий. Возможно небольшое увеличение наружных гениталий. Стадия оканчивается, как правило, у девочек в 9—12, у мальчиков — в 12—14 лет. В период полового созревания окончанием стадии является появление качественно нового признака пубертата.

Третья стадия — стадия активизации гонад

Характеризуется она тем, что в этот период под влиянием фоллитропина и нарастающего количества лютропина наступает активизация инкреторной деятельности гонад, происходит нарастание концентрации половых стероидов в крови. Эта стадия примечательна тем, что у мальчиков биологически суммирующий эффект андрогенов и соматотропина проявляется интенсивным ускорением роста. Стадия начинается у девочек с 10—11, у мальчиков — с 12—14 лет.

У девочек под влиянием эстрогенов продолжают развиваться молочные железы, постепенно увеличиваются малые половые губы и появляется качественный признак — лобковое оволосение.

Для мальчиков эта стадия характерна тем, что биологически суммирующий эффект соматотропина и андрогенов проявляется интенсивным ускорением роста. Первичные половые признаки продолжают развиваться.

Вслед за пубертатным увеличением яичек, примерно через год после его начала, происходит увеличение темпов развития полового члена, при этом значительный прирост имеет место в возрасте от 12 до 15 лет включительно. Необходимо отметить, что пубертатное увеличение наружных половых органов у мальчиков опережает развитие вторичных половых признаков примерно на 1,5—2 года.

Среди вторичных половых признаков у мальчиков прежде всего начинает развиваться лобковое оволосение (pubarche) с 11 лет, наиболее интенсивное прогрессирование этого признака происходит в 13—14 лет, и к 14 годам у большинства мальчиков этот признак в той или иной степени выражен.

Стероидогенез у мальчиков на стадии активизации гонад характеризуется не только повышением концентрации андрогенов. Именно в этот период концентрация эстрогенов максимальна. Влияние высокого содержания ФСГ и эстрогенов иногда проявляется в реакции молочных желез. Это проявляется физиологическим припуханием, увеличением и расширением зон соска и ареолы, усилением пигментации, появлением отдельных волосков. Так называемое пубертатное набухание молочных желез в виде конического увеличения соска и околососкового кружочка (гинекомастия) было отмечено нами у 13-летних в 13,3 % случаев, у 14-летних — 32,4 %, в 15 лет — 15,5 % и в 16 лет — 12,9 %. Эти изменения преходящи и исчезают самостоятельно к концу периода полового созревания.

Заканчивается эта стадия у девочек в 10—11 лет, у мальчиков — в 12—16 лет.

Четвертая стадия — стадия максимального стероидогенеза

На этой стадии происходит максимальное нарастание выделения андрогенов и эстрогенов, причем интенсивно функционируют как гонады, так и кора надпочечников. Стадия начинается у девочек в 10—13, у мальчиков — в 12—16 лет.

У мальчиков уровень соматотропина остается высоким, у девочек наблюдается тенденция к снижению его концентрации. Поэтому скорость роста у мальчиков максимальна, а у девочек она падает.

Изменения в репродуктивной системе характеризуются появлением аксиллярного оволосения, продолжающимся ростом гениталий, а у мальчиков, кроме того — большей мутацией голоса и специфическими анатомическими изменениями гортани.

Мутация голоса — важный признак, свидетельствующий о степени половой зрелости индивидуума. Изменение голоса у мальчи-

ков идет параллельно с пубертатным развитием гортани. При этом детский голос в динамике возраста через процесс «ломки» постепенно переходит в типичный мужской. Начало мутационного процесса, характерными признаками которого являются изменения тембра голоса, отмечено нами у подростков 12 лет в 9,9 % случаев. В редких случаях наличие мужского голоса встречается уже в 14 лет, а завершение формирования голоса у всех подростков отмечается к 17 годам. Однако следует указать, что мутация голоса очень вариабельный признак, о чем свидетельствует тот факт, что среди обследованных нами в возрасте 14 лет с «детским» голосом было 5,4 %, с «ломающимся» — 88,7 и «мужским» — 10,8 %. В среднем пубертатные изменения голоса приводят к понижению его на одну октаву.

В этой стадии наиболее часто встречаются эксцессы полового созревания в виде пубертатного базофилизма и юношеской гинекомастии.

Пятая стадия — стадия окончательного формирования

Физиологически этот период характеризуется установлением сбалансированной обратной связи между гормонами гипофиза и периферическими железами. Стадия начинается у девушек в 11—14 лет, у юношей — в 15—17 лет.

У юношей на этой стадии завершается формирование вторичных половых признаков (образование адамова яблока, оволосение на лице, переход от женского к мужскому оволосению на лобке — pubarche). Наиболее интенсивное развитие его происходит в 14 лет, и в 15 у большинства подростков аксиллярное оволосение развито в той или иной степени. К 17—18 годам у всех здоровых юношей оно выражено значительно.

Рост волос на лице, как правило, начинает развиваться примерно через год после первого проявления аксиллярного оволосения. Этот признак широко варьирует у разных индивидуумов по степени выраженности и срокам появления. Оволосение на лице проявляется в следующей последовательности: верхняя губа, подбородок, щеки, шея. Рост волос на верхней губе отмечается в 13 лет — в 6,6 %, к 15—16 годам этот признак в разной степени выражен у всех подростков. Наличие волос на подбородке отмечается в 15 лет в 24,4 %, в 16 лет — 35,48, в 17 лет — у 70 %, а к 18 — у юношей. В 20 лет этот признак выражен у всех юношей.

Выраженность кадыка непосредственно связана с пубертатным развитием хрящей гортани и изменением профиля шеи — это признак непостоянный, подверженный значительным индивидуальным колебаниям. По нашим наблюдениям, развитие кадыка имеет место только у части подростков: в 15 лет — 11,11 %, в 16 лет — 38,7, в 17 лет — 40 %.

Рост в основном приостанавливается, хотя может продолжаться за счет хрящей позвоночника и в дальнейшем.

Начавшись в 15 — 17 лет, эта стадия заканчивается формированием первичных и вторичных половых признаков, характерных для зрелого мужчины, к 17 — 19 годам.

Именно на этой стадии у девушек появляется менархе, которую некоторые врачи и педагоги ошибочно расценивают как признак наступления пубертата. Собственно, начало V стадии у девушек и приурочивается к этому событию; концом ее считают закрепление овуляторных циклов и регул. В этот период у 90 % девушек наблюдается остановка роста вследствие закрытия эпифизарных зон (действие эстрогенов) и снижения концентрации соматотропина до значений, соответствующих зрелым женщинам. Стадия начинается в 11 — 14 лет и к 15 — 17 годам заканчивается полным созреванием.

Созревающий фолликул вырабатывает все большее количество эстрогенов. Если рост их концентрации нейтрализовать специфическими антителами, то выброса гонадотропинов в середине цикла не произойдет. Возрастание концентрации эстрогенов является необходимым условием к резкому увеличению секреции — пику ЛГ и ФСГ, следствием которого является овуляция. Овуляция происходит только при этих условиях в середине менструального цикла, считая первым днем начала цикла — первый день менструаций и последним — последний день перед последующей. Все это касается нормального менструального цикла.

Начальное повышение уровня ЛГ, которое предшествует его выбросу в середине цикла, стимулирует синтез прогестерона клетками гранулезы. Прогестерон является составной частью сигнала, который по механизму положительной обратной связи вызывает «пиковый» выброс ЛГ. Кроме того, прогестерон принимает участие в процессе овуляции, действуя паракринным путем, поскольку он необходим для синтеза ферментов, обеспечивающих местное истончение стенки фолликула, через которую должны пройти яйцеклетка и яйценосный бугорок.

В начальной фазе постовуляторного периода, когда наблюдается кратковременное падение концентрации стероидов в крови, лопнувший фолликул начинает заполняться лютеальными клетками, имеющими желтую окраску и богатыми липидами. Биохимическая специализация лютеальных клеток такова, что под влиянием ЛГ, действующего через систему аденилатциклазы, они продуцируют большое и все возрастающее количество прогестерона и эстрогенов.

Высокие концентрации эстрогенов и прогестерона в крови ингибируют гипофизарную секрецию гонадотропинов, этот эффект опосредован главным образом воздействием на центры гипоталамуса.

При дегенерации желтого тела происходит резкое падение концентрации эстрогенов и прогестерона в крови. При этом избира-

тельно возрастает концентрация ФСГ, что запускает новую волну созревания фолликулов. В это время в секреторном эндометрии, испытывающем теперь недостаток стероидной стимуляции, возникают гемморрагические и дегенеративные изменения; накапливаясь, они приводят к кровотечению и отторжению компонентов, которые далее удаляются с менструальной кровью. У 95 % женщин кровотечение длится 3 — 7 дней.

Анализируя большой фактический материал по изучению динамики развития вторичных половых признаков у 499 девочек и 322 мальчиков в продольных исследованиях, можно сделать следующие выводы.

Распределение обследованных детей по стадиям полового созревания (см. таблицу) позволило выявить широкую вариабельность в распространении различных стадий в пределах одного и того же возраста, что можно объяснить индивидуальными особенностями полового развития детей и подростков. В динамике развития вторичных половых признаков у мальчиков и девочек имеются различия, заключающиеся в том, что по сравнению с мальчиками, половое развитие девочек менее растянуто во времени и происходит скачкообразно.

Возрастное распределение обследованных детей и подростков по стадиям полового созревания*

Возраст, лет	Пол	Стадия полового созревания, %					
		I	II	III	IV	V	Итого
10	д	28,0	67,0	5,0	–	–	100
	м	74,0	26,0	–	–	–	100
11	д	15,0	44,0	24,0	14,0	3,0	100
	м	67,0	32,0	1,0	–	–	100
12	д	4,0	30,0	32,0	20,0	14,0	100
	м	39,0	47,0	12,0	2,0	–	100
13	д	1,0	11,0	19,0	17,0	52,0	100
	м	8,0	36,0	45,0	9,0	2,0	100
14	д	2,0	6,0	3,0	30,0	61,0	100
	м	–	17,0	30,0	44,0	7,0	100
15	д	–	–	3,0	6,0	91,0	100
	м	–	–	9,0	68,0	23,0	100
16	д	–	–	–	38,0	100,0	100
	м	–	–	–	–	62,0	100
17	д	–	–	–	21,0	100,0	100
	м	–	–	–	–	79,0	100

Примечание: д — девочки и девушки, м — мальчики и юноши.

* Собственные данные (Л. П. Агапова).

Существующие классификации стадий полового созревания отличаются от предложенной. Так, в монографии Л. М. Скородок и О. Н. Савченко (1984) характеризуют деление на стадии следующим образом:

Iа — отсутствие увеличения наружных половых органов;

Iб — начальное увеличение яичек;

II — увеличение яичек и мошонки, изменение ее рельефа, появление вторичных половых признаков в виде редких прямых волос у основания полового члена, реже — в подкрыльцовых впадинах;

III — дальнейшее увеличение яичек и мошонки, пигментация кожи мошонки, увеличение длины и диаметра полового члена и его головки. К вторичным половым признакам этой стадии авторы относят оволосение, похожее на волосяной покров взрослого, но занимающее меньшую площадь, не распространяющееся на внутреннюю поверхность бедер;

IV — форма и величина наружных половых органов и половое оволосение, как у взрослого.

Подобная качественная оценка развития признаков лежит в основе классификации Дж. Таннера (1962). Эта классификация наиболее распространена и гораздо лучше соотносится с нашим делением на этапы развития эндокринной системы.

I стадия полового развития мальчиков — препубертат. Вторичных половых признаков нет.

II стадия — пубертат. Небольшое увеличение мошонки и тестикул; половой член обычно не увеличивается, кожа мошонки краснеет. Рост редких длинных слабопигментированных волос, волосы прямые, изредка вьются, в основном у основания пениса.

III стадия — дальнейшее увеличение мошонки и тестикул, увеличение полового члена в основном в длину. Волосы становятся темнее, грубее, больше вьются, распространяются на лонном сочленении.

IV стадия — дальнейшее увеличение тестикул и мошонки, половой член увеличивается в толщину. Оволосение внешне по взрослому типу, но занимает меньшее пространство.

V стадия — гениталии по размерам и форме соответствуют половозрелым. Оволосение полностью соответствует взрослому.

I стадия полового развития девочек — препубертат. Вторичных половых признаков нет.

II стадия — пубертат. Телархе (стадия бутона); наличие небольшого оволосения около больших половых губ.

III стадия — дальнейшее развитие молочных желез (пальпируется железистая ткань, но железа не контурируется); оволосение распространяется с больших половых губ по направлению к лобку; развитие больших половых губ.

IV стадия — дальнейшее развитие молочных желез, ареола выступает из вторичного возвышения; распространение оволосения

с больших половых губ по направлению к лонному сочленению; появление аксиллярного оволосения.

V стадия — менархе; завершение оформления молочных желез и полового оволосения.

Как показали наши исследования, наиболее информативными фенотипическими проявлениями физиологических изменений функции эндокринной системы в период полового созревания следует считать появление качественно нового признака полового созревания, а не степень выраженности признаков.

Следует иметь в виду, что в практике встречаются случаи, когда последовательность появления вторичных половых признаков несколько иная по сравнению с описанной выше. В 2,5 % случаев появление остевых волос в подмышечных впадинах происходит одновременно с развитием оволосения на лобке, а в 1,2 % — раньше. Это вызвано разницей индивидуальной чувствительности волосяных фолликул или повышенной активностью системы гипофиз — надпочечники в случаях с синдромом диэнцефальной патологии, таких, как пубертатно-юношеский диспитуитаризм.

Термином «неправильный пубертат» был назван синдром варианта физиологического полового развития у мальчиков, характеризующегося ранним появлением полового оволосения при инфантильных размерах наружных гениталий. Такая особенность полового созревания обусловлена более ранней активацией надпочечниковых андрогенов. При этом обнаруживается повышение концентрации глюкокортикоидов и андрогенов коры надпочечника в крови мальчиков, обнаружено значительное подавление стероидогенеза в гонадах, что и обусловливает характерную клиническую картину заболевания.

Все это подтверждает правильность предложенной нами оценки развития эндокринной системы. Вскрытие физиологических процессов, лежащих в основе проявлений пубертатного развития половых признаков, позволяет обосновать тактику гормональной коррекции отклонений в соматическом и половом развитии.

Выявленные возрастные границы этапов развития эндокринной системы могут обеспечить своевременность назначения гормонотерапии при патологии пубертатного развития.<...>

Сельверова Н.Б., Филиппова Т.А., Кожевникова О.В. Физиология развития нейроэндокринной системы // Физиология роста и развития детей и подростков (теоретические и клинические вопросы) / Под ред. А.А.Баранова, Л.А.Щеплягиной. — М.: РАМН, 2000. — С. 29—65.

Раздел 4. РЕБЕНОК И СОЦИАЛЬНАЯ СРЕДА

Л. С. ВЫГОТСКИЙ

ПРОБЛЕМА ВОЗРАСТА

1. ПРОБЛЕМА ВОЗРАСТНОЙ ПЕРИОДИЗАЦИИ ДЕТСКОГО РАЗВИТИЯ

По теоретическим основам предложенные в науке схемы периодизации детского развития можно разделить на три группы.

К первой группе относятся попытки периодизации детства не путем расчленения самого хода развития ребенка, а на основе ступенчатообразного построения других процессов, так или иначе связанных с детским развитием. В качестве примера можно назвать периодизацию детского развития, основанную на биогенетическом принципе. Биогенетическая теория предполагает, что существует строгий параллелизм между развитием человечества и развитием ребенка, что онтогенез в кратком и сжатом виде повторяет филогенез. С точки зрения этой теории естественнее всего разбивать детство на отдельные периоды сообразно с основными периодами истории человечества. Таким образом, за основу периодизации детства берется периодизация филогенетического развития. К этой группе относится периодизация детства, предлагаемая Гетчинсоном и другими авторами.

Не все попытки этой группы в одинаковой мере несостоятельны. К этой группе принадлежит, например, попытка периодизации детства в соответствии со ступенями воспитания и образования ребенка, с расчленением системы народного образования, принятой в данной стране (дошкольный возраст, младший школьный возраст и т.д.). Периодизация детства строится при этом не на основе внутреннего расчленения самого развития, а, как видим, на основе ступеней воспитания и образования. В этом ошибочность данной схемы. Но так как процессы детского развития тесно связаны с воспитанием ребенка, а само разделение воспитания на ступени опирается на огромный практический опыт, то естественно, что расчленение детства по педагогическому принципу чрезвычайно близко подводит нас к истинному расчленению детства на отдельные периоды.

Ко второй группе следует отнести те наиболее многочисленные попытки, которые направлены на выделение какого-нибудь одного признака детского развития как условного критерия для его членения на периоды. Типичным примером служит попытка П. П. Блонского (1930) расчленить детство на эпохи на основании дентиции, т. е. появления и смены зубов. Признак, на основании которого можно отличить одну эпоху детства от другой, должен быть: 1) показательным для суждения об общем развитии ребенка; 2) легко доступным наблюдению и 3) объективным. Этим требованиям как раз и удовлетворяет дентиция.

Процессы дентиции находятся в тесной связи с существенными особенностями конституции растущего организма, в частности с его кальцификацией и деятельностью желез внутренней секреции. В то же время они легко доступны наблюдению и их констатирование бесспорно. Дентиция — яркий возрастной признак. На ее основании постнатальное детство расчленяется на три эпохи: беззубое детство, детство молочных зубов и детство постоянных зубов. Беззубое детство длится до прорезывания всех молочных зубов (от 8 мес до 2—2 $^1/_2$ лет). Молочнозубое детство продолжается до начала смены зубов (приблизительно до 6 $^1/_2$ лет). Наконец, постояннозубое детство заканчивается появлением третьих задних коренных зубов (зубы мудрости). В прорезывании молочных зубов, в свою очередь, можно различить три стадии: абсолютно беззубое детство (первое полугодие), стадия прорезывания зубов (второе полугодие), стадия прорезывания промуляров и клыков (третий год постнатальной жизни).

Аналогична попытка периодизации детства на основании какой-либо одной стороны развития в схеме К. Штратца, выдвигающего в качестве главного критерия сексуальное развитие. В других схемах, построенных по тому же принципу, выдвигаются психологические критерии. Такова периодизация В. Штерна, который различает раннее детство, в течение которого ребенок проявляет лишь игровую деятельность (до 6 лет); период сознательного учения с разделением игры и труда, период юношеского созревания (14—18 лет) с развитием самостоятельности личности и планов дальнейшей жизни.

Схемы этой группы, во-первых, субъективны. Хотя в качестве критерия для разделения возрастов они и выдвигают объективный признак, но сам признак берется по субъективным основаниям в зависимости от того, на каких процессах больше остановится наше внимание. Возраст — объективная категория, а не условная, произвольно выбранная и фиктивная величина. Поэтому вехи, разграничивающие возраст, могут быть расставлены не в любых точках жизненного пути ребенка, а исключительно и единственно в тех, в которых объективно заканчивается один и берет начало другой возраст.

Второй недостаток схем этой группы тот, что они выдвигают для разграничения всех возрастов единый критерий, состоящий в каком-либо одном признаке. При этом забывается, что в ходе развития изменяются ценность, значение, показательность, симптоматичность и важность выбранного признака. Признак, показательный и существенный для суждения о развитии ребенка в одну эпоху, теряет значение в следующую, так как в ходе развития те стороны, которые раньше стояли на первом плане, отодвигаются на второй план. Так, критерий полового созревания существен и показателен для пубертатного возраста, но он еще не имеет этого значения в предшествующих возрастах. Прорезывание зубов на границе младенческого возраста и раннего детства может быть принято за показательный признак для общего развития ребенка, но смена зубов около 7 лет и появление зубов мудрости не могут быть приравнены по значению для общего развития к появлению зубов. Указанные схемы не учитывают реорганизации самого процесса развития. В силу этой реорганизации важность и значительность какого-либо признака непрерывно меняются при переходе от возраста к возрасту. Это исключает возможность расчленения детства на отдельные эпохи по единому критерию для всех возрастов. Детское развитие — такой сложный процесс, который ни в одной стадии не может быть сколько-нибудь полно определен лишь по одному признаку.

Третий недостаток схем — их принципиальная установка на исследование внешних признаков детского развития, а не внутреннего существа процесса. На деле же внутренняя сущность вещей и внешние формы их проявления не совпадают. «...Если бы формы проявления и сущность вещей непосредственно совпадали, то всякая наука была бы излишня...» (К. Маркс, Ф. Энгельс. Соч., т. 25, ч. II, с. 384). Научное исследование потому и выступает необходимым средством познания действительности, что форма проявления и сущность вещей непосредственно не совпадают. Психология в настоящее время переходит от чисто описательного, эмпирического и феноменологического изучения явлений к раскрытию их внутренней сущности. До недавнего времени главная задача состояла в изучении симптомокомплексов, т. е. совокупности внешних признаков, отличающих различные эпохи, стадии и фазы детского развития. Симптом и означает признак. Сказать, что психология изучает симптомокомплексы различных эпох, фаз и стадий детского развития, значит сказать, что она изучает его внешние признаки. Подлинная же задача заключается в исследовании того, что лежит за этими признаками и обусловливает их, т. е. самого процесса детского развития в его внутренних закономерностях. В отношении проблемы периодизации детского развития это означает, что мы должны отказаться от попыток симптоматической классификации возрастов и перейти, как это сде-

лали в свое время другие науки, к классификации, основанной на внутренней сущности изучаемого процесса.

Третья группа попыток периодизации детского развития и связана со стремлением перейти от чисто симптоматического и описательного принципа к выделению существенных особенностей самого детского развития. Однако в этих попытках скорее правильно ставится задача, чем разрешается. Попытки оказываются всегда половинчатыми в разрешении задач, никогда не идут до конца и обнаруживают несостоятельность в проблеме периодизации. Роковым препятствием оказываются для них методологические затруднения, проистекающие от антидиалектической и дуалистической концепции детского развития, не позволяющей рассматривать его как единый процесс саморазвития.

Такова, например, попытка А. Гезелла построить периодизацию детского развития, исходя из изменения его внутреннего ритма и темпа, из определения «текущего объема развития». Опираясь на правильные в основном наблюдения над изменением с возрастом ритма развития, Гезелл приходит к расчленению всего детства на отдельные ритмические периоды, или волны, развития, объединенные внутри себя постоянством темпа на всем протяжении данного периода и отграниченные от других периодов явной сменой этого темпа. Гезелл представляет динамику детского развития как процесс постепенного замедления роста. Теория Гезелла примыкает к той группе современных теорий, которые, по его же собственному выражению, делают раннее детство высшей инстанцией для истолкования личности и ее истории. Самое главное и важное в развитии ребенка совершается, по Гезеллу, в первые годы и даже в первые месяцы жизни. Последующее развитие, взятое в целом, не стоит одного акта этой драмы, в наимаксимальной степени насыщенной содержанием.

Откуда происходит такое заблуждение? Оно с необходимостью проистекает из той эволюционистской концепции развития, на которую опирается Гезелл и согласно которой в развитии не возникает ничего нового, не происходит качественных изменений, здесь растет и увеличивается только то, что дано с самого начала. На самом деле развитие не исчерпывается схемой больше — меньше, а характеризуется в первую очередь именно наличием качественных новообразований, которые подчинены своему ритму и всякий раз требуют особой меры. Верно, что в ранние возрасты мы наблюдаем максимальный темп развития тех предпосылок, которыми обусловлено дальнейшее развитие ребенка. Основные, элементарные органы и функции вызревают раньше, чем высшие. Но неверно полагать, что все развитие исчерпывается ростом этих основных, элементарных функций, являющихся предпосылками для высших сторон личности. Если же рассматривать высшие стороны, то результат будет обратным; темп и ритм

их становления окажется минимальным в первых актах общей драмы развития и максимальным в ее финале.

Мы привели теорию Гезелла в качестве примера тех половинчатых попыток периодизации, которые останавливаются на полдороге при переходе от симптоматического к сущностному разделению возрастов.

Каковы же должны быть принципы построения подлинной периодизации? Мы уже знаем, где следует искать ее реальное основание: только внутренние изменения самого развития, только переломы и повороты в его течении могут дать надежное основание для определения главных эпох построения личности ребенка, которые мы называем возрастами. Все теории детского развития могут быть сведены к двум основным концепциям. Согласно одной из них развитие есть не что иное, как реализация, модификация и комбинирование задатков. Здесь не возникает ничего нового — только нарастание, развертывание и перегруппировка тех моментов, которые даны уже с самого начала. Согласно другой концепции развитие есть непрерывный процесс самодвижения, характеризующийся в первую очередь непрестанным возникновением и образованием нового, не бывшего на прежних ступенях. Эта точка зрения схватывает в развитии нечто существенное для диалектического понимания процесса.

Она, в свою очередь, допускает и идеалистические, и материалистические теории построения личности. В первом случае она находит воплощение в теориях творческой эволюции, направляемой автономным, внутренним, жизненным порывом целеустремленно саморазвивающейся личности, волей к самоутверждению и самосовершенствованию. Во втором случае она приводит к пониманию развития как процесса, характеризующегося единством материальной и психической сторон, единством общественного и личного при восхождении ребенка по ступеням развития.

С последней точки зрения нет и не может быть другого критерия для определения конкретных эпох детского развития или возрастов, кроме тех новообразований, которые характеризуют сущность каждого возраста. Под возрастными новообразованиями следует понимать тот новый тип строения личности и ее деятельности, те психические и социальные изменения, которые впервые возникают на данной возрастной ступени и которые в самом главном и основном определяют сознание ребенка, его отношения к среде, его внутреннюю и внешнюю жизнь, весь ход его развития в данный период.

Но одного этого недостаточно для научной периодизации детского развития. Необходимо учитывать еще его динамику, динамику переходов от одного возраста к другому. Путем чисто эмпирического исследования психология установила, что возрастные изменения могут, по словам Блонского (1930), происходить рез-

ко, критически и могут происходить постепенно, литически. Блонский называет *эпохами* и *стадиями* времена детской жизни, отделенные друг от друга *кризисами*, более (эпохи) или менее (стадии) резкими; *фазами* — времена детской жизни, отграниченные друг от друга литически.

Действительно, в некоторых возрастах развитие характеризуется медленным, эволюционным, или литическим, течением. Это возрасты преимущественно плавного, часто незаметного внутреннего изменения личности ребенка, изменения, совершающегося путем незначительных «молекулярных» достижений. Здесь на протяжении более или менее длительного срока, охватывающего обычно несколько лет, не происходит каких-либо фундаментальных, резких сдвигов и перемен, перестраивающих всю личность ребенка. Более или менее заметные изменения в личности ребенка происходят здесь только в результате длительного течения скрытого «молекулярного» процесса. Они выступают наружу и становятся доступными прямому наблюдению только как заключение продолжительных процессов латентного развития.

В относительно устойчивые, или стабильные, возрасты развитие совершается главным образом за счет микроскопических изменений личности ребенка, которые, накапливаясь до известного предела, затем скачкообразно обнаруживаются в виде какого-либо возрастного новообразования. Такими стабильными периодами занята, если судить чисто хронологически, бóльшая часть детства. Поскольку внутри них развитие идет как бы подземным путем, то при сравнении ребенка в начале и в конце стабильного возраста особенно отчетливо выступают огромные перемены в его личности.

Стабильные возрасты изучены значительно полнее, чем те, которые характеризуются другим типом развития — кризисами. Последние открыты чисто эмпирическим путем и до сих пор не приведены еще в систему, не включены в общую периодизацию детского развития. Многие авторы даже подвергают сомнению внутреннюю необходимость их существования. Они склонны принимать их скорее за «болезни» развития, за его уклонение от нормального пути. Почти никто из буржуазных исследователей не мог теоретически осознать их действительного значения. Наша попытка их систематизации и теоретического истолкования, их включения в общую схему детского развития должна рассматриваться поэтому как едва ли не первая.

Никто из исследователей не может отрицать самого факта существования этих своеобразных периодов в детском развитии, и даже наиболее недиалектически настроенные авторы признают необходимость допустить, хотя бы в виде гипотезы, наличие кризисов в развитии ребенка, даже в самом раннем детстве.

Указанные периоды с чисто внешней стороны характеризуются чертами, противоположными устойчивым, или стабильным,

возрастам. В этих периодах на протяжении относительно короткого времени (несколько месяцев, год или, самое большое, два) сосредоточены резкие и капитальные сдвиги и смещения, изменения и переломы в личности ребенка. Ребенок в очень короткий срок меняется весь в целом, в основных чертах личности. Развитие принимает бурный, стремительный, иногда катастрофический характер, оно напоминает революционное течение событий как по темпу происходящих изменений, так и по смыслу совершающихся перемен. Это поворотные пункты в детском развитии, принимающем иногда форму острого кризиса.

Первая особенность таких периодов состоит, с одной стороны, в том, что границы, отделяющие начало и конец кризиса от смежных возрастов, в высшей степени неотчетливы. Кризис возникает незаметно — трудно определить момент его наступления и окончания. С другой стороны, характерно резкое обострение кризиса, происходящее обычно в середине этого возрастного периода. Наличие кульминационной точки, в которой кризис достигает апогея, характеризует все критические возрасты и резко отличает их от стабильных эпох детского развития.

Вторая особенность критических возрастов послужила отправной точкой их эмпирического изучения. Дело в том, что значительная часть детей, переживающих критические периоды развития, обнаруживает трудновоспитуемость. Дети как бы выпадают из системы педагогического воздействия, которая еще совсем недавно обеспечивала нормальный ход их воспитания и обучения. В школьном возрасте в критические периоды у детей обнаруживается падение успеваемости, ослабление интереса к школьным занятиям и общее снижение работоспособности. В критические возрасты развитие ребенка часто сопровождается более или менее острыми конфликтами с окружающими. Внутренняя жизнь ребенка порой связана с болезненными и мучительными переживаниями, с внутренними конфликтами.

Правда, все это встречается далеко не обязательно. У разных детей критические периоды проходят по-разному. В протекании кризиса даже у наиболее близких по типу развития, по социальной ситуации детей существует гораздо больше вариаций, чем в стабильные периоды. У многих детей вовсе не наблюдается сколько-нибудь ясно выраженной трудновоспитуемости или снижения школьной успеваемости. Размах вариаций в протекании этих возрастов у разных детей, влияние внешних и внутренних условий на ход самого кризиса настолько значительны и велики, что дали повод многим авторам поставить вопрос о том, не являются ли вообще кризисы детского развития продуктом исключительно внешних, неблагоприятных условий и не должны ли поэтому считаться скорее исключением, чем правилом в истории детского развития (А. Буземан и др.).

Внешние условия, разумеется, определяют конкретный характер обнаружения и протекания критических периодов. Несхожие у различных детей, они обусловливают крайне пеструю и многообразную картину вариантов критического возраста. Но не наличием или отсутствием каких-либо специфических внешних условий, а внутренней логикой самого процесса развития вызвана необходимость критических, переломных периодов в жизни ребенка. В этом убеждает нас изучение относительных показателей.

Так, если перейти от абсолютной оценки трудновоспитуемости к относительной, основанной на сравнении степени легкости или трудности воспитания ребенка в предшествующий кризису или следующий за ним стабильный период со степенью трудновоспитуемости в период кризиса, то нельзя не увидеть, что всякий ребенок в этом возрасте становится относительно трудновоспитуемым по сравнению с самим собой в смежном стабильном возрасте. Точно так же если перейти от абсолютной оценки школьной успеваемости к ее относительной оценке, основанной на сравнении темпа продвижения ребенка в ходе обучения в различные возрастные периоды, то нельзя не увидеть, что всякий ребенок в период кризиса снижает темп продвижения сравнительно с темпом, характерным для стабильных периодов.

Третьей и, пожалуй, самой важной в теоретическом отношении особенностью критических возрастов, но наиболее неясной и поэтому затрудняющей правильное понимание природы детского развития в эти периоды, является негативный характер развития. Все, кто писал об этих своеобразных периодах, отмечали в первую очередь, что развитие здесь в отличие от устойчивых возрастов совершает скорее разрушительную, чем созидательную работу. Прогрессивное развитие личности ребенка, непрерывное построение нового, которое так отчетливо выступало во всех стабильных возрастах, в периоды кризиса как бы затухает, временно приостанавливается. На первый план выдвигаются процессы отмирания и свертывания, распада и разложения того, что образовалось на предшествующей ступени и отличало ребенка данного возраста. Ребенок в критические периоды не столько приобретает, сколько теряет из приобретенного прежде. Наступление этих возрастов не отмечается появлением новых интересов ребенка, новых стремлений, новых видов деятельности, новых форм внутренней жизни. Ребенок, вступающий в периоды кризиса, скорее характеризуется обратными чертами: он теряет интересы, вчера еще направляющие всю его деятельность, которая поглощала большую часть его времени и внимания, а теперь как бы замирает; прежде сложившиеся формы внешних отношений и внутренней жизни как бы запустевают. Л. Н. Толстой образно и точно назвал один из таких критических периодов детского развития пустыней отрочества.

Это и имеют в виду в первую очередь, когда говорят о негативном характере критических возрастов. Этим хотят выразить мысль, что развитие как бы меняет свое позитивное, созидательное значение, заставляя наблюдателя характеризовать подобные периоды преимущественно с отрицательной, негативной стороны. Многие авторы даже убеждены, что негативным содержанием исчерпывается весь смысл развития в критические периоды. Это убеждение закреплено в названиях критических возрастов (иной такой возраст называют негативной фазой, иной — фазой строптивости и т.д.).

Понятия об отдельных критических возрастах вводились в науку эмпирическим путем и в случайном порядке. Раньше других был открыт и описан кризис 7 лет (7-й год в жизни ребенка — переходный между дошкольным и отроческим периодом). Ребенок 7—8 лет уже не дошкольник, но и не отрок. Семилетка отличается как от дошкольника, так и от школьника, поэтому он представляет трудности в воспитательном отношении. Негативное содержание этого возраста проявляется в первую очередь в нарушении психического равновесия, в неустойчивости воли, настроения и т.д.

Позже был открыт и описан кризис 3-летнего возраста, называемый многими авторами фазой строптивости или упрямства. В этот период, ограниченный коротким промежутком времени, личность ребенка претерпевает резкие и внезапные изменения. Ребенок становится трудновоспитуемым. Он проявляет строптивость, упрямство, негативизм, капризность, своеволие. Внутренние и внешние конфликты часто сопровождают весь период.

Еще позже был изучен кризис 13 лет, который описан под названием негативной фазы возраста полового созревания. Как показывает само название, негативное содержание периода выступает на первый план и при поверхностном наблюдении кажется исчерпывающим весь смысл развития в этот период. Падение успеваемости, снижение работоспособности, дисгармоничность во внутреннем строении личности, свертывание и отмирание прежде установившейся системы интересов, негативный, протестующий характер поведения позволяют О.Кро характеризовать этот период как стадию такой дезориентировки во внутренних и внешних отношениях, когда человеческое «я» и мир разделены более, чем в иные периоды.

Сравнительно недавно было теоретически осознано то положение, что хорошо изученный с фактической стороны переход от младенческого возраста к раннему детству, совершающийся около одного года жизни, представляет собой в сущности тоже критический период со своими отличительными чертами, знакомыми нам по общему описанию этой своеобразной формы развития.

Чтобы получить законченную цепь критических возрастов, мы предложили бы включить в нее в качестве начального звена тот, пожалуй, самый своеобразный из всех периодов детского разви-

тия, который носит название новорожденности. Этот хорошо изученный период стоит особняком в системе других возрастов и является по своей природе, пожалуй, самым ярким и несомненным кризисом в развитии ребенка. Скачкообразная смена условий развития в акте рождения, когда новорожденный быстро попадает в совершенно новую среду, изменяет весь строй его жизни, характеризует начальный период внеутробного развития

Кризис новорожденности отделяет эмбриональный период развития от младенческого возраста. Кризис одного года отделяет младенчество от раннего детства Кризис 3 лет — переход от раннего детства к дошкольному возрасту. Кризис 7 лет является соединительным звеном между дошкольным и школьным возрастом. Наконец, кризис 13 лет совпадает с переломом развития при переходе от школьного к пубертатному возрасту. Таким образом, перед нами раскрывается закономерная картина. Критические периоды перемежают стабильные и являются переломными, поворотными пунктами в развитии, лишний раз подтверждая, что развитие ребенка есть диалектический процесс, в котором переход от одной ступени к другой совершается не эволюционным, а революционным путем.

Если бы критические возрасты не были открыты чисто эмпирическим путем, понятие о них следовало бы ввести в схему развития на основании теоретического анализа. Сейчас теории остается только осознавать и осмысливать то, что уже установлено эмпирическим исследованием.

В переломные моменты развития ребенок становится относительно трудновоспитуемым вследствие того, что изменение педагогической системы, применяемой к ребенку, не поспевает за быстрыми изменениями его личности. Педагогика критических возрастов наименее разработана в практическом и теоретическом отношении.

Как всякая жизнь есть в то же время и умирание (Ф. Энгельс), так и детское развитие — эта одна из сложных форм жизни — с необходимостью включает в себя процессы свертывания и отмирания. Возникновение нового в развитии непременно означает отмирание старого. Переход к новому возрасту всегда ознаменован закатом прежнего возраста. Процессы обратного развития, отмирания старого и сконцентрированы по преимуществу в критических возрастах. Но было бы величайшим заблуждением полагать, что этим исчерпывается значение критических возрастов. Развитие никогда не прекращает свою созидательную работу, и в критические периоды мы наблюдаем конструктивные процессы развития. Более того, процессы инволюции, столь ясно выраженные в этих возрастах, сами подчинены процессам положительного построения личности, находятся от них в прямой зависимости и составляют с ними неразрывное целое. Разрушительная работа совершается в указан-

ные периоды в меру того, в меру чего это вызывается необходимостью развития свойств и черт личности. Фактическое исследование показывает, что негативное содержание развития в переломные периоды — только обратная, или теневая, сторона позитивных изменений личности, составляющих главный и основной смысл всякого критического возраста.

Позитивное значение кризиса трех лет сказывается в том, что здесь возникают новые характерные черты личности ребенка. Установлено, что если кризис в силу каких-либо причин протекает вяло и невыразительно, то это приводит к глубокой задержке в развитии аффективной и волевой сторон личности ребенка в последующем возрасте.

В отношении 7-летнего кризиса всеми исследователями отмечалось, что наряду с негативными симптомами в этом периоде имеется ряд больших достижений: возрастает самостоятельность ребенка, изменяется его отношение к другим детям.

При кризисе в 13 лет снижение продуктивности умственной работы учащегося вызвано тем, что здесь происходит изменение установки от наглядности к пониманию и дедукции. Переход к высшей форме интеллектуальной деятельности сопровождается временным снижением работоспособности. Это подтверждается и на остальных негативных симптомах кризиса: за всяким негативным симптомом скрывается позитивное содержание, состоящее обычно в переходе к новой и высшей форме.

Наконец, не вызывает сомнений наличие позитивного содержания в кризисе одного года. Здесь негативные симптомы очевидно н непосредственно связаны с положительными приобретениями, которые делает ребенок, становясь на ноги и овладевая речью.

То же самое может быть отнесено и к кризису новорожденного. В это время ребенок деградирует вначале даже в отношении физического развития: в первые дни после рождения падает вес новорожденного. Приспособление к новой форме жизни предъявляет такие высокие требования к жизнеспособности ребенка, что, по словам Блонского, никогда человек не стоит так близко к смерти, как в часы своего рождения (1930). И тем не менее в этот период больше, чем в какой-либо из последующих кризисов, проступает тот факт, что развитие есть процесс образования и возникновения нового. Все, с чем мы встречаемся в развитии ребенка в первые дни и недели, есть сплошное новообразование. Отрицательные симптомы, которые характеризуют негативное содержание этого периода, проистекают из трудностей, обусловленных именно новизной впервые возникающей и в высшей степени усложняющейся формы жизни.

Самое существенное содержание развития в критические возрасты заключается в возникновении новообразований, которые, как показывает конкретное исследование, в высшей степени свое-

образны и специфичны. Их главное отличие от новообразований стабильных возрастов в том, что они носят переходный характер. Это значит, что в последующем они не сохраняются в том виде, в каком возникают в критический период, и не входят в качестве необходимого слагаемого в интегральную структуру будущей личности. Они отмирают, как бы поглощаясь новообразованиями следующего, стабильного возраста, включаясь в их состав как подчиненная инстанция, не имеющая самостоятельного существования, растворяясь и трансформируясь в них настолько, что без специального и глубокого анализа часто невозможно открыть наличие этого трансформированного образования критического периода в приобретениях последующего стабильного возраста. Как таковые, новообразования кризисов отмирают вместе с наступлением следующего возраста, но продолжают существовать в латентном виде внутри его, не живя самостоятельной жизнью, а лишь участвуя в том подземном развитии, которое в стабильные возрасты, как мы видели, приводит к скачкообразному возникновению новообразований.

Конкретное содержание общих законов о новообразованиях стабильных и критических возрастов будет раскрыто в последующих разделах данной работы, посвященных рассмотрению каждого возраста.

Основным критерием деления детского развития на отдельные возрасты в нашей схеме должны служить новообразования. Последовательность возрастных периодов должна в этой схеме определяться чередованием стабильных и критических периодов. Сроки стабильных возрастов, имеющих более или менее отчетливые границы начала и окончания, правильнее всего определять именно по этим границам. Критические же возрасты из-за другого характера их протекания правильнее всего определять, отмечая кульминационные точки, или вершины, кризиса и принимая за его начало ближайшее к этому сроку предшествующее полугодие, а за его окончание — ближайшее полугодие последующего возраста.

Стабильные возрасты, как установлено эмпирическим исследованием, имеют ясно выраженное двухчленное строение и распадаются на две стадии: первую и вторую. Критические возрасты имеют ясно выраженное трехчленное строение и складываются из трех связанных между собой литическими переходами фаз: предкритической, критической и посткритической.

Следует отметить существенные отличия нашей схемы развития ребенка от других схем, близких к ней по определению основных периодов детского развития. Новыми в данной схеме помимо применяемого в ней в качестве критерия принципа возрастных новообразований являются следующие моменты: 1) введение в схему возрастной периодизации критических возрастов; 2) исключение из схемы периода эмбрионального развития ребенка; 3) исключение периода развития, называемого обычно юностью, охватываю-

щего возраст после 17 — 18 лет, вплоть до наступления окончательной зрелости; 4) включение возраста полового созревания в число стабильных, устойчивых, а не критических возрастов.

Эмбриональное развитие ребенка изъято нами из схемы по той простой причине, что оно не может рассматриваться в одном ряду с внеутробным развитием ребенка как социального существа. Эмбриональное развитие представляет собой совершенно особый тип развития, подчиненный другим закономерностям, чем начинающееся с момента рождения развитие личности ребенка. Эмбриональное развитие изучается самостоятельной наукой — эмбриологией, которая не может рассматриваться в качестве одной из глав психологии. Психология должна учитывать законы эмбрионального развития ребенка, так как особенности этого периода сказываются в ходе послеутробного развития, но из-за этого психология никак не включает в себя эмбриологию. Точно так же необходимость учитывать законы и данные генетики, т.е. науки о наследственности, не превращает генетику в одну из глав психологии. Психология изучает не наследственность и не утробное развитие, как таковые, а лишь влияние наследственности и утробного развития ребенка на процесс его социального развития.

Юность не относится нами к схеме возрастных периодов детства по той причине, что теоретическое и эмпирическое исследования в одинаковой мере заставляют сопротивляться чрезмерному растягиванию детского развития и включения в него первых 25 лет жизни человека. По общему смыслу и по основным закономерностям возраст от 18 до 25 лет составляет скорее начальное звено в цепи зрелых возрастов, чем заключительное звено в цепи периодов детского развития. Трудно представить себе, чтобы развитие человека в начале зрелости (с 18 до 25 лет) могло быть подчинено закономерностям детского развития.

Включение пубертатного возраста в число стабильных — необходимый логический вывод из того, что нам известно об этом возрасте и что характеризует его как период огромного подъема в жизни подростка, как период высших синтезов, совершающихся в личности. Это вытекает как необходимый логический вывод из той критики, которой в советской науке были подвергнуты теории, сводящие период полового созревания к «нормальной патологии» и к глубочайшему внутреннему кризису.

Таким образом, мы могли бы представить возрастную периодизацию в следующем виде.

Кризис новорожденности.
Младенческий возраст
(2 мес — 1 год).
Кризис одного года.
Раннее детство (1 год — 3 года)
Кризис 3 лет
Дошкольный возраст (3 года — 7 лет).
Кризис 7 лет.
Школьный возраст (8 лет — 12 лет).
Кризис 13 лет.
Пубертатный возраст (14 лет — 18 лет).
Кризис 17 лет.

2. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ВОЗРАСТА

Задача настоящего параграфа — установление общих положений, характеризующих внутреннее строение процесса развития, которое мы называем структурой возраста, в каждую эпоху детства.

Самое общее положение, на которое следует указать сразу: процесс развития в каждую возрастную эпоху, несмотря на все сложности его организации и состава, на все многообразие образующих его частичных процессов, открываемых с помощью анализа, представляет собой единое целое, обладающее определенным строением; законами строения этого целого, или структурными законами возраста, определяется строение и течение каждого частного процесса развития, входящего в состав целого.

Структурой принято называть такие целостные образования, которые не складываются суммарно из отдельных частей, представляя как бы их агрегат, но сами определяют судьбу и значение каждой входящей в их состав части.

Возрасты представляют собой такое целостное динамическое образование, такую структуру, которая определяет роль и удельный вес каждой частичной линии развития.

В каждую данную возрастную эпоху развитие совершается не таким путем, что изменяются отдельные стороны личности ребенка, в результате чего происходит перестройка личности в целом — в развитии существует как раз обратная зависимость: личность ребенка изменяется как целое в своем внутреннем строении, и законами изменения этого целого определяется движение каждой его части.

Вследствие этого на каждой данной возрастной ступени мы всегда находим центральное новообразование, как бы ведущее для всего процесса развития и характеризующее перестройку всей личности ребенка на новой основе. Вокруг основного, или центрального, новообразования данного возраста располагаются и группируются все остальные частичные новообразования, относящиеся к отдельным сторонам личности ребенка, и процессы развития, связанные с новообразованиями предшествующих возрастов.

Те процессы развития, которые более или менее непосредственно связаны с основным новообразованием, будем называть *центральными линиями развития* в данном возрасте, все другие частичные процессы, изменения, совершающиеся в данном возрасте, назовем *побочными линиями развития*.

Само собой разумеется, что процессы, являющиеся центральными линиями развития в одном возрасте, становятся побочными линиями развития в следующем, и обратно — побочные ли-

нии развития одного возраста выдвигаются на первый план и становятся центральными линиями в другом возрасте, так как меняются их значение и удельный вес в общей структуре развития, меняется их отношение к центральному новообразованию. Так, при переходе от одной ступени к другой перестраивается вся структура возраста. Каждый возраст обладает специфической для него единственной и неповторимой структурой.

Поясним это на примерах. Если мы остановимся на сознании ребенка, понимаемом как его «отношение к среде» (К. Маркс), и примем сознание, порожденное физическими и социальными изменениями индивида, за интегральное выражение высших и наиболее существенных особенностей в структуре личности, то увидим, что при переходе от одного возраста к другому растут и развиваются не столько отдельные частичные стороны сознания, отдельные его функции или способы деятельности, сколько в первую очередь изменяется общая структура сознания, которая в каждом данном возрасте характеризуется прежде всего определенной системой отношений и зависимостей, имеющихся между отдельными его сторонами, отдельными видами его деятельности.

Совершенно понятно, что при переходе от одного возраста к другому вместе с общей перестройкой системы сознания меняются местами центральные и побочные линии развития. Так, развитие речи в раннем детстве, в период ее возникновения, настолько тесно и непосредственно связано с центральными новообразованиями возраста, когда только возникает в самых первоначальных очертаниях социальное и предметное сознание ребенка, что речевое развитие невозможно не отнести к центральным линиям развития рассматриваемого периода.

Но в школьном возрасте продолжающееся речевое развитие ребенка стоит уже в совершенно другом отношении к центральному новообразованию данного возраста и, следовательно, должно рассматриваться в качестве одной из побочных линий развития.

В младенческом возрасте, когда в форме лепета происходит подготовка речевого развития, эти процессы связаны с центральным новообразованием периода так, что должны быть отнесены также к побочным линиям развития.

Мы видим, таким образом, что один и тот же процесс речевого развития может выступать в качестве побочной линии в младенческом возрасте, становясь центральной линией развития в раннем детстве. <...>

Выготский Л. С. Собрание сочинений. Т. IV. — М.: Педагогика, 1984. — С. 244—258.

И. А. АРШАВСКИЙ

ОСНОВЫ ВОЗРАСТНОЙ ПЕРИОДИЗАЦИИ

Деление онтогенеза на отдельные периоды в соответствии со специфическими особенностями физиологических отправлений в каждом из них до сего времени не является однозначно решенным. Сложность проблемы и трудности ее решения определяются рядом причин. Научная периодизация онтогенеза должна в значительной мере опираться на наиболее ценные элементы современных теорий индивидуального развития организма. Физиологическая теория онтогенеза, как это, в частности, неоднократно подчеркивала школа Нагорного (1940), должна охватывать все последовательно развертывающиеся этапы его, начиная с момента возникновения организма в виде оплодотворенной яйцеклетки и кончая старостью и смертью.

Необходимо прежде всего остановиться на определении самого понятия *«онтогенез»*[1]. Оно было введено в биологию еще Геккелем (Haeckell, 1866). С этим понятием Геккель связывал развитие особи, начиная от стадии оплодотворенного яйца и только до стадии завершения процессов рекапитуляции предшествующего филогенетического развития. Онтогенез в этом смысле соответствует времени развития организма, совпадающему с эмбриональным периодом у яйцекладущих или антенатальным периодом у млекопитающих и человека. Такое понимание онтогенеза нашло свое выражение в сформулированном Геккелем *биогенетическом законе:* «развитие зародыша (онтогенез) есть сжатое и сокращенное повторение развития рода (филогенез)». При этом имеется в виду, что организм в процессе онтогенеза проходит последовательный ряд взрослых состояний предков, отражающих соответствующие этапы филогенетического развития. Вслед за Геккелем подавляющее большинство исследователей под онтогенезом понимают некую совокупность последовательно развертывающихся стадий развития, которая противопоставляется взрослому состоянию. Со времени возникновения преформистских воззрений на развитие организма в биологии все более и более закреплялась абсолютизация взрослого состояния, а именно представление о том, что лишь это состояние является жизненно и эволюционно полноценным. Если не считать ценогенезы (эмбриональные приспособления), искажающие четкую рекапитуляцию палингенезов[2], то согласно биогенетическому закону на протяжении онтогенеза никаких новообразований не происходит. В соответствии с этим

---

[1] ontos — существо, особь; genesis — развитие, возникновение — от греческого.

[2] Палингенезы — последовательно возникающие в процессе эмбрионального развития признаки, повторяющие строение отдаленных взрослых предков.

законом новообразования, или преобразования, возможны лишь во взрослом состоянии. В этом смысле Веригин (1970) правильно оценивает биогенетический закон как историзованную разновидность преформизма, поскольку закон этот также опирается на концепцию, не допускающую новообразований в процессе развития. Хотя, казалось бы, современное понимание онтогенеза снимает антитезу — преформизм или эпигенез, однако, как это будет показано ниже, биогенетический закон как разновидность преформистских представлений продолжает в той или иной мере господствовать над умами многих исследователей и по сию пору.

Северцов (1939) предлагал различать два периода в жизненном цикле всего индивидуального развития организма: I — период собственно индивидуального развития, или онтогенеза, II — период половой зрелости, или взрослого состояния. Первый период онтогенеза, в свою очередь, делится на 1) период морфогенеза, характеризующийся: а) очень резкими изменениями в форме и строении органов и б) очень интенсивным, часто дифференциальным ростом; 2) период роста, характеризующийся: а) немногими и незначительными морфологическими изменениями и б) более или менее гармоничным увеличением размеров, т.е. интенсивным ростом отдельных частей тела животного. Второй период характеризуется: а) отсутствием морфогенетических изменений; б) отсутствием роста или крайне медленным ростом; в) размножением вида, т.е. осуществлением детородной функции, или функции размножения.

Таким образом, Северцов (1939), с одной стороны, расширил понятие онтогенеза, включив в него не только эмбриональный, или антенатальный период, которым ограничивал онтогенез Геккель, но и период молодости организма до возникновения взрослого половозрелого состояния. С другой стороны, Северцов ввел новое понятие — «филэмбриогенезы». Последние представляют собой те формы новообразований (архалаксисы, девиации, анаболии)[1], которые, возникая на определенных этапах онтогенеза, не только преобразуют взрослое состояние организма, но и являются основанием для возникновения новых видов. Филэмбриогенезы — такие изменения хода палингенетической рекапитуляции,

---

[1] Архалаксисы — те изменения в развитии органа при его закладке в эмбриональном периоде (отсутствующие на соответствующей стадии развития у предков), которые в последующем изменяют ход индивидуального развития организма; девиации — те же изменения, или новообразования, в развитии потомков, возникающие в середине эмбрионального периода, которые отклоняют от пути развития, какой был свойствен родительским формам; анаболии — изменения, или новообразования, возникающие на последних стадиях морфогенеза, когда развитие того или иного органа не останавливается на состоянии родительской формы, а продвигается дальше, в связи с чем иногда обозначаются как «надставки».

которые в отличие от ценогенезов (эмбриональных приспособлений) ведут к филогенетическому преобразованию взрослых организмов. Если, согласно Геккелю, онтогенез есть функция филогенеза, то, согласно Северцову, филогенез есть функция онтогенеза. Северцов (1939) не дает достаточно точного ответа на вопрос, являются ли филэмбриогенезы выражением мутационных изменений в геноме или выражением адаптационных изменений, возникающих на соответствующих этапах онтогенеза. Вопрос этот в связи с анализом факторов и механизмов, обусловливающих преобразование индивидуального развития организма, имеет крайне немаловажное значение.

В литературе уже делались указания на очевидную искусственность в противопоставлении взрослого состояния онтогенезу. Указывая на трудность или даже невозможность установления границ между собственно онтогенезом и взрослым состоянием, Седжвичек (Sedgwiček, 1894, 1910) считал, что с понятием онтогенеза необходимо связывать всю совокупность последовательных изменений организма, начиная от оплодотворенной яйцеклетки и кончая старостью и смертью. Аналогичной же точки зрения держатся Крыжановский (1939) и Нагорный (Нагорный, 1940; Нагорный и др., 1963). Такое понимание онтогенеза является, по-видимому, единственно правильным, поскольку общепринято, что в геноме зиготы закодированы все периоды индивидуального развития организма. Период взрослого состояния, как и следующий за ним период, соответствующий старческому возрасту, нельзя противопоставлять онтогенезу, так как и один и другой составляют лишь части последнего (Аршавский, 1965а, 1965б, 1967). Таким образом, если Северцов расширил понятие онтогенеза, включив в него еще один этап жизни — молодость, то в наше время с этим понятием связывается весь жизненный цикл индивидуального развития организма.

Сложным является вопрос об адекватном обозначении физиологической дисциплины, изучающей становление и преобразование функций в онтогенезе. За рубежом в связи со все более возрастающим интересом к изучению разнообразных аспектов физиологии онтогенеза возникающая новая дисциплина обозначается «developmental physiology». С понятием «aging physiology» или «Alterungs Physiology» связывается представление о дисциплине, изучающей физиологию старения и старости. В нашей стране за указываемой дисциплиной закрепилось название «возрастная физиология». Эта область физиологии должна заниматься не только изучением закономерностей становления и преобразования функций в онтогенезе, но и прежде всего изучением характеристик специфических особенностей физиологии целостного организма в качественно различные возрастные периоды, образующие жизненный цикл онтогенеза в целом. Только лишь при рассмотрении причин и механизмов, обусловливающих, с одной стороны,

специфичность осуществления функций в каждом из возрастных периодов, и с другой — преемственность их изменений и преобразований при переходе от одного периода к последующему, очевидно, и можно говорить о действительно плодотворном изучении физиологии онтогенеза в целом, которую, однако, правильнее обозначать как возрастную физиологию. «Возрастную» — потому что речь идет об изучении физиологии более или менее очерченных отдельных возрастных периодов, которые преемственно связаны друг с другом в целостном жизненном цикле индивидуального развития организма (Аршавский, 1967).

В связи с потребностями прежде всего практики уже давно вычленились дисциплины, изучающие лишь отдельные возрастные периоды развивающегося организма, а не онтогенез в целом. Так, эмбриология изучает морфологические, а в последнее время и физиологические аспекты развития организма лишь в пределах антенатального периода. Педиатрия (а еще недавно педология) ограничивается изучением физиологии и патологии так называемого детского возраста, охватывающего несколько ранних этапов постнатального развития. Геронтология и гериатрия ограничиваются изучением особенностей физиологии и патологии в основном инволюционного периода, или так называемого старческого возраста, и т.д.

Мы еще не имеем созданной, хотя бы в основном, экспериментальной возрастной физиологии, раскрывающей закономерности развития организма на протяжении всего онтогенеза в целом. Создание экспериментальной возрастной физиологии не только не исключает разработки соответствующих проблем в пределах вышеназванных дисциплин, но, напротив, обеспечивает для них более глубокую и вместе с тем более эффективную и плодотворную форму анализа. Осуществить деление онтогенеза на отдельные, более или менее очерченные, возрастные периоды возможно лишь при условии знания специфических особенностей физиологических отправлений целостного организма в каждом из периодов. Мы подчеркиваем: специфические особенности физиологических отправлений целостного организма, а не отдельных его систем. Изучение изменений деятельности лишь отдельных систем органов в процессе онтогенеза не позволяет постичь не только особенности отправлений целостного организма, но и понять физиологическое значение регистрируемых преобразований для отдельно взятой системы вне корреляции ее со специфическими потребностями целостного организма. На это было обращено внимание в работах Аршавского (1960, 1967, 1970, 1971), Розановой (1966, 1968) и их сотрудников. Изучая становление и преобразование деятельности нервной, скелетно-мышечной, дыхательной, сердечно-сосудистой и частично пищеварительной систем, авторы устанавливали корреляции в деятельности перечисленных систем органов, анализируя особенности их реакций на действие разнообразных стрессовых раздражений в различные возрастные периоды. Используя учение Введенского — Ухтомского о лабильности и парабиозе и оценивая получаемый материал в аспекте энергетики, авторы пытаются подойти к пониманию специфических особенностей физиологических отправлений це-

лостного организма в зависимости от его возраста. Подобно таким дисциплинам, как физиология труда или спортивная физиология, которые могут разрабатываться лишь в свете физиологии целостного организма, и возрастная физиология может плодотворно разрабатываться и создаваться лишь как физиология целостного организма. Задачи, стоящие перед возрастной физиологией, поистине всеобъемлющи и трудны, но такова специфическая суть самого предмета. Выполняемые в указываемом плане исследования побудили признать необходимость деления жизненного цикла индивидуального развития организма в самых общих чертах на отдельные возрастные периоды, каждый из которых характеризуется своим особенным качественным или специфическим своеобразием физиологических отправлений (Аршавский, 1960, 1965, 1967, 1971).

ПОДХОДЫ К ОБОСНОВАНИЮ ДЕЛЕНИЯ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ НА ОТДЕЛЬНЫЕ ВОЗРАСТНЫЕ ПЕРИОДЫ

Некоторые теории онтогенеза в связи с проблемой возрастной периодизации

Известны попытки биологов и морфологов подойти к обоснованию периодичности онтогенеза с использованием для этой цели по преимуществу экологических и морфологических критериев (Васнецов, 1946; Крыжановский, 1950; Шмидт, 1957, 1964; Матвеев, 1959; Пшеничный, 1961; Свечин, 1961; Боголюбский, 1964; Бунак, 1965, и др.). Попытки дать целостное физиологическое обоснование периодичности онтогенеза у животных (при этом имеются в виду млекопитающие) и у человека еще почти не предпринимались. Между тем физиологический анализ проблемы периодичности онтогенеза является едва ли не самым решающим.

В наиболее общей форме периодизация онтогенеза для млекопитающих предложена школой Нагорного (Нагорный и др., 1963; Никитин, 1966). Авторы различают в жизненном цикле индивидуального развития два больших периода: *пренатальный* и *постнатальный*. Постнатальное развитие, в свою очередь, делится на три больших периода: 1) *период роста*, во время которого происходят постепенное увеличение веса тела и формирование всех особенностей организма (морфологических, физиологических и биохимических), характеризующих представителей соответствующего вида; 2) *период зрелости*, когда перечисленные особенности достигают полноценного расцвета и в течение которого они продолжают оставаться в основном однозначными; 3) *период старости* — по преимуществу инволюционный период, характеризующийся уменьшением размеров тела, постепенным ослаблением

всех его физиологических отправлений и, наконец, затуханием жизненного процесса, оканчивающегося смертью.

Приведенная периодизация онтогенеза в исследованиях школы Нагорного опиралась на учет показателей скорости роста дифференцировки тканей и органов, изменения соотношения физиологических характеристик в процессе развития, на анализ изменений напряженности и характера обмена веществ, а также на учет изменений в молекулярной биологии клеток и межклеточного вещества в связи с меняющимися взаимоотношениями организма со средой на разных этапах онтогенеза. В связи с проблемой периодизации существенно важным является обоснование критериев, которые должны лечь в основу деления онтогенеза на отдельные возрастные периоды. Критерии эти должны быть в основном физиологическими и биохимическими. Они могут быть и морфологическими. Однако только лишь морфологический аспект решения проблемы периодизации нельзя считать плодотворным и перспективным.

В педиатрии эмпирически установившееся деление детского и подросткового возраста на отдельные периоды еще не опирается на обоснованный физиологический фундамент и требует существенной коррекции в связи с учетом специфических особенностей физиологических отправлений развивающегося организма ребенка в различные возрастные периоды. Критерии, которыми пользуются в педиатрии при делении детского и подросткового возраста на отдельные периоды, являются не столько морфофизиологическими, сколько социально-организационными. Отсюда и соответствующее деление на следующие периоды: грудной, ясельный, или преддошкольный, дошкольный и школьный.

В книге Маслова (1952) приводится периодизация, принятая до сего времени в педиатрии: 1) период утробного детства (10 лунных месяцев); 2) период новорожденности (7—10 дней); 3) грудной период (12—14 мес); 4) период молочных зубов (6—7 лет), в котором различают первое детство, до 3—4 лет (или ясельный, преддошкольный период), и второе детство, с 4 до 7 лет (или дошкольный период); 5) период отрочества, или школьный возраст (иначе — третье детство), длится с 7 до 13—15 лет; 6) период полового созревания — у девочек с 13 до 18 лет, у мальчиков с 15 до 20 лет.

На симпозиуме по возрастной периодизации, состоявшемся в Институте возрастной физиологии АПН СССР, была рекомендована схема возрастной периодизации. Такого рода периодизация является в основном общепринятой в разнообразных руководствах по педиатрии и педагогике (отечественных и зарубежных).

Что же касается вопроса о делении на отдельные периоды с точки зрения физиологического существа проблемы, то считать его в педиатрии или в педагогике сколько-нибудь устоявшимся, конеч-

но, невозможно. До сих пор в большой мере поддерживается скепсис крупного специалиста по физиологии и патологии детства Пфаундлера (Pfaundler, 1923), выраженный в словах: «Попытки поставить прочные пограничные столбы в непрерывном течении процесса развития в детском возрасте следует с естественно-исторической точки зрения отклонить так же, как мы отклонили бы попытки расчленить параболу на определенные отрезки. Даже переход от внутриутробной к внеутробной жизни не образует настоящего поворотного момента в процессах развития». Однако надо подчеркнуть, что при таком понимании онтогенеза человека едва ли может идти речь о качественном или специфическом своеобразии физиологических отправлений организма в зависимости от возраста. <...>

В последнее время вопрос о последовательных периодах детства затрагивается в ряде работ, посвященных особенностям психологии развивающегося ребенка (Gesell, 1965; Валлон, 1967; Flavell, 1967; Zazzo, 1968, и др.). В этих работах дается не столько обоснование критериев периодизации онтогенеза развивающегося ребенка, сколько описание особенностей психики и сенсомоторных реакций в разные возрастные периоды.

Таким образом, проблема периодичности, поднятая в психологии, а не в физиологии, в какой-то мере повисла в воздухе и до сего времени не получила своего плодотворного разрешения в применении к онтогенезу человека. Между тем назрела насущная и даже острая необходимость наметить и определить пути научного обоснования периодичности онтогенеза по отношению к человеку, опираясь на уже накопленные в области экспериментальной возрастной физиологии данные. Это необходимо не только в интересах теории, но и в особенности в интересах практики в связи с обоснованием специфических гигиенических условий среды и системы воспитания, требующихся в каждом возрастном периоде.

Деление онтогенеза на отдельные периоды подсказывается необходимостью понять неодинаковость физиологических отправлений организма в каждом из них.

К настоящему времени продолжает господствовать теория, связанная с именем Рубнера (Rubner, 1908), известная под названием *«закона поверхности»*, или *«энергетического правила поверхности»*, претендующая на объяснение различных, в основном количественных, особенностей энергетических процессов и физиологических отправлений организма в разные возрастные периоды. Теория эта пытается понять количественные особенности энергетики в связи с меняющимся в процессе постнатального онтогенеза соотношением между массой и поверхностью тела и отнюдь не претендует на трактовку факторов или закономерностей, определяющих индивидуальное развитие организма. Как известно, Рубнер, опираясь на «закон поверхности», пытался объяснить не только различие особенностей энергетических процессов в зависимо-

сти от меняющихся линейных размеров организма в процессе его роста, но и неодинаковую продолжительность жизни у разных млекопитающих в зависимости от величины линейных размеров, достигаемых к взрослому состоянию.

Кратко охарактеризуем принятые представления о закономерностях онтогенеза, имеющих отношение к вопросу о механизмах, определяющих продолжительность жизни. <...>

Сущность энергетического правила скелетных мышц состоит в том, что двигательная активность, стимулируемая эндогенно в связи с необходимостью удовлетворения пищевой потребности или экзогенно в связи с действием стрессовых раздражений, является *фактором функциональной индукции анаболизма*. Особенность последнего — не просто восстановление исходного состояния, а обязательное избыточное восстановление энергетических потенциалов, за счет которых в последующий момент может быть осуществлен больший объем функций.

Необходимо отметить, что зародыш уже на стадии зиготы и далее, на стадии морулы, бластулы и гаструлы, т.е. задолго до появления у него нервно-мышечной системы, осуществляет постоянную цитоплазматическую двигательную активность. Указываемая цитоплазматическая двигательная активность описывалась в литературе неоднократно. В нашей стране она подробно изучалась Резниченко (1959) для зародышей рыб. В связи со сказанным энергетическое правило скелетных мышц, по-видимому, более точно следует обозначать как энергетическое правило двигательной активности. В функциональной индукции избыточного анаболизма и следует видеть то специфическое, что характеризует негэнтропийный принцип, лежащий в основе индивидуального развития живых организмов.

Критерии деления жизненного цикла на отдельные периоды

Данные исследований (Аршавский, 1965, 1967; Аршавская, Розанова, 1968; Розанова, 1968) позволили прийти к заключению, что основным и существенным критерием, который должен быть принят при делении онтогенеза на отдельные периоды, является способ взаимодействия организма с соответствующими условиями среды в каждом из них.

При обосновании периодичности онтогенеза существенно важным является унифицирование терминологии. С понятием *периода* предлагается связывать представление об очерченном отрезке времени онтогенеза, в пределах которого особенности физиологических отправлений являются более или менее однозначными. В рамках периода должны быть выделены *отдельные фазы*, каждая из которых имеет свои особенности.

Переход с одного периода на последующий предлагается обозначать как *переломный этап индивидуального развития* (другие

предложенные термины — «критический период» или «критическая стадия»). Едва ли, однако, целесообразно пользоваться понятием «стадия», так как этот термин закрепился в эмбриологии для характеристики выраженных морфогенетических преобразований в раннем онтогенезе, а именно стадий морулы, бластулы, гаструлы и т.д. <...>

Переход от одного возрастного периода к последующему представляет собой как бы переломный или критический период, определяемый узкими временными границами, в течение которого происходит преобразование деятельности различных систем органов на новые уровни лабильности, обеспечивающие адаптацию к существенно новым условиям среды, с которыми организм не взаимодействовал в предыдущие возрастные периоды. Именно переломными этапами, или критическими периодами, определяется дискретность непрерывного в своем течении процесса онтогенеза. На переломных этапах совершается переход как бы из одной физиологической меры, характеризующейся своими специфическими особенностями физиологических отправлений, в совсем другую физиологическую меру, качественно отличную от предыдущей.

Понятие «критические периоды» было впервые обосновано по отношению к эмбриональному развитию у низших позвоночных (рыбы, амфибии). Критическими являются этапы перехода от одной стадии возрастающей организации развивающегося эмбриона (критические периоды морфогенеза) к другой (Stockard, 1921; Вернидуб, 1951; Трифонова, 1963). Критические периоды — это, кроме того, этапы перехода от одного типа обмена веществ к другому, или этапы резкого изменения наследственно обусловленного требования развивающегося организма к окружающей среде.

Значение критических периодов в антенатальном развитии млекопитающих подробно исследовалось Светловым (1956, 1959, 1960) и его сотрудниками. С понятием критических периодов в эмбриональном развитии низших позвоночных как в антенатальном развитии млекопитающих обычно связывается представление о высокой чувствительности или малой резистентности, какой характеризуется развивающийся организм в соответствующей стадии к действию разнообразных неспецифических альтерирующих раздражителей. Согласно Светлову, критические периоды в антенатальном развитии — это периоды детерминации, которые отделены от специального функционирования детерминируемых структур (и даже от первых оптически улавливаемых признаков дифференциации) более или менее значительным латентным периодом. Для этих периодов характерно снижение регулятивной деятельности, благодаря чему они легче всего характеризуются подъемом неспецифической чувствительности к действию повреждающих агентов. Это их маркирующий

признак, легко наблюдаемый извне. Внутренняя их сущность — детерминация, т.е. процесс, связанный с депрессией определенной части наследственного аппарата. Периоды эти являются критическими не только для развивающегося эмбриона в целом, но и для отдельных органов и систем при их детерминации.

В последние годы понятие «критические периоды» обосновывается и переносится также и на постнатальное развитие у птиц и млекопитающих: в Германии (Lorenz, 1935, 1959; Lorenz, Tinbergen, 1938), в США (Scott, 1950, 1962, 1968; Levine, 1956, 1962; Harlow, 1958; Hesse, 1959; Freedman et al., 1961; Harlow, Harlow, 1962; Zarrow et al., 1966, 1970; Denenberg, 1968; Levine, Mullins, 1968; Ader, 1970; Levine, Thoman, 1970, и др.), в ЧССР (Kreček et al., 1958) и у нас в стране (Слоним, 1961, 1962; Образцова, 1966; Пегельман, 1966). Речь идет о том, что влияние в определенные переломные этапы постнатального развития неких неадекватных для данного периода раздражителей (биологических, социальных) сохраняется в последующем, едва ли не на протяжении всей жизни организма. *«Запечатлевание»* неких неадекватных для соответствующего критического периода форм раздражителей в последующем генерализуется в разнообразных ответах организма и на раздражители, близкие к запечатлевшемуся. Сама проблема получила название *imprinting* (англ.). В немецкой литературе она известна под названием Prägung. В случае действия в критическом периоде неких стрессовых форм раздражений, интенсивность которых не превышает адаптивные возможности в соответствующем периоде, организм приобретает способность в последующем противостоять не только влиянию воздействовавшего раздражителя, но и многих других стрессовых факторов среды. Стрессовая реакция, пережитая в раннем возрасте в соответствующем критическом периоде, в дальнейшем повышает неспецифическую резистентность организма к действию разнообразных физических и психических воздействий в последующей жизни.

Одна из форм запечатлевания, изучавшаяся на млекопитающих (крысах), выражалась в том, что с первых дней жизни до времени отлучения от вскармливания молоком матери животное ежедневно (в течение нескольких минут) находилось в руках экспериментатора. В других исследованиях эта форма воздействия, получившая название handling или early handling, начиналась в том критическом периоде, который соответствует времени отлучения от вскармливания молоком матери, и в последующем продолжалась в течение длительного времени (в некоторых исследованиях до взрослого состояния). Было обнаружено, что подопытные крысы по сравнению с контрольными в дальнейшем характеризовались существенным преобразованием в своем поведении. Это выражалось в большей степени ориентации в системе лаби-

ринта, в меньшей эмоциональности и в большей резистентности к действию разнообразных стрессовых (патогенных) факторов (Bernstein, 1952; Weninger, 1953; Denenberg, 1968, 1969; Levine, Mullins, 1968; Schaefer, 1968; Denenberg, Zarrow, 1970; Levine, Thoman, 1970, и др.).

Проблема в целом, имеющая отношение к изучению факторов, повышающих в ранние возрастные периоды неспецифическую резистентность организма, известна сейчас под названием «ранний опыт» (early experience). Существенно обратить внимание на то, что некоторые виды раннего опыта в зависимости от действия тех или иных форм стрессового раздражения оставляют свой след в течение краткого периода времени. Другие виды раннего опыта могут сказаться на протяжении всей жизни и даже на ее продолжительности, третьи — на особенностях функции размножения в детородном периоде и даже на особенностях физиологии и поведения у потомства (Denenberg, 1969). <...>

ПОСТНАТАЛЬНЫЙ ОНТОГЕНЕЗ

Переломные этапы постнатального онтогенеза

Сразу после рождения весьма значительно меняется форма взаимодействия родившегося организма с условиями среды. Существенно обратить внимание на чрезвычайную скорость изменений и преобразований в деятельности различных систем органов и организма в целом, которые происходят в течение нескольких дней, часов и даже первых минут жизни после рождения. Скорость преобразований, имеющих место в периоде новорожденности, не имеет себе равных ни в одном из предыдущих (исключая скорость преобразований, представленных в эмбриональном периоде) и ни в одном из последующих возрастных периодов. От скорости осуществления адаптивных изменений и преобразований, возникающих у новорожденного организма в связи с переходом в существенно новые условия среды, зависит степень физиологической полноценности и развития в постнатальном онтогенезе.

Возникающее после рождения преобразование физиологических отправлений организма предусматривает адаптивное осуществление функций не только в связи с изменившимся способом питания (кормление молозивным молоком), но и в связи с изменившейся температурой среды. Плод после рождения переходит из условий теплового равновесия, соответствующего температуре 37 °С, в среду со значительно сниженной температурой. Температурный перепад достигает при этом 15 — 18 °С. В процессе антенатального развития деятельность не только пищеварительной, но и сердечно-сосудистой, дыхательной и скелетно-мышечной си-

стем обеспечивала в основном функцию питания развивающегося эмбриона и плода. После рождения функция питания обеспечивается деятельностью пищеварительной системы, а скелетная мускулатура начинает осуществлять терморегуляционную функцию. В условиях сниженной температуры среды возникает та форма мышечного тонуса, которая обеспечивает специфическую ортотоническую позу новорожденного (так называемую сгибательную гипертонию) и одновременно высокий уровень теплопродукции (Еникеева, 1954, 1967; Аршавский, 1967, 1971). После рождения, в раннем постнатальном возрасте, физиологической формой стрессового раздражения является температура среды ниже термоиндифферентной зоны. Сниженная температура среды по сравнению с соответствующей термоиндифферентной зоной в этом возрасте является единственной адекватной формой раздражения, рефлекторно стимулирующего тоническую активность скелетной мускулатуры. Стимулируемая активность является фактором функциональной индукции первой формы избыточного анаболизма, при которой увеличивается масса живой протоплазмы, т. е. происходит ее рост, прежде всего в самих скелетных мышцах и соответственно во всех прочих системах органов.

Сразу же после рождения наступает новый возрастной период, известный и закрепившийся под названием *период новорожденности*. Будучи одним из ответственных в онтогенетическом развитии организма, этот период еще недостаточно глубоко проанализирован. Возможным основанием для выделения его в самостоятельный возрастной период может служить лишь то, что в это время имеет место вскармливание молозивным молоком, длящееся в среднем 8—10 дней. Вскармливание молозивным молоком является весьма важной промежуточной формой питания между периодом гемотрофного и амниотрофного питания (околоплодными водами) и периодом лактотрофного питания (так называемым зрелым молоком). Принятое в родильных домах позднее начало вскармливания грудью матери редуцирует важнейший для новорожденного организма период вскармливания молозивным молоком, богатым иммунобиологическими веществами. Переход от вскармливания молозивным молоком к зрелому молоку не характеризуется сколько-нибудь выраженным изменением физиологических отправлений новорожденного организма. Вот почему период вскармливания молозивным молоком, по-видимому, правильнее обозначить как этап индивидуального развития, в течение которого стабилизируется адаптивное преобразование родившегося организма к новым условиям среды. В таком случае этот этап обеспечивает переход в следующий возрастной период, характеризующийся исключительно лактотрофной формой питания.

У матуронатных, или так называемых зрелорождающихся животных, период новорожденности является критическим в том

смысле, как указывалось выше. Именно в этом периоде особенно выражены явления «запечатлевания». Так, если для ягненка после рождения исключить контакт с матерью и выпаивать его молоком вручную в течение первых дней его жизни, то впоследствии такие ягнята следуют за людьми и избегают взаимодействия с особями своего вида. Достигнув взрослого состояния (в возрасте 3 лет), такие овцы не следуют за пасущимся стадом, а держатся особняком (Scott, 1968).

Если новорожденных обезьянок, также относящихся к матуронатным организмам, изолировать от матери и от других особей своего вида и воспитывать искусственно, то, достигнув полово-зрелого возраста, они с трудом размножаются (у них либо отсутствуют, либо значительно подавлены половые инстинкты). Если они и становятся матерями, то не проявляют никакой заботы о своем потомстве (Harlow, Harlow, 1962). Лоренц (Lorenz, 1935, 1935) подчеркивает весьма важную особенность «запечатлевания», которое может иметь место лишь в пределах очень ограниченного отрезка времени, соответствующего определенным фазам, критическим периодам в онтогенетическом развитии организма. При этом подчеркивается также необходимость отличать явления, обозначаемые понятием «запечатлевание», от явлений, обозначаемых понятием «обучение». Последнее представлено в соответствующие возрастные периоды, не соответствующие «критическим». У имматуронатных, т.е. незрелорождающихся животных, таких, например, как собаки, соответствующие явления запечатлевания возникают лишь в периоде после открытия глаз. Многочисленные примеры разнообразных форм запечатлевания в соответствующие критические периоды у собак приводятся в книгах Скотта (Skott, 1963; Scott, Fuller, 1966).

У щенков *период открытия глаз*, который имеет место в возрасте около двух недель, Скотт обозначает как период начинающегося перехода к тем формам взаимодействия со средой через сенсорное восприятие и двигательное поведение, которые постепенно приведут организм к взрослому состоянию. В 3-недельном возрасте возникает следующий критический период, обозначаемый как *период социализации*, т.е. период начинающегося контакта не только с особями своего вида, но и других видов, в частности и с человеком[1]. Третий критический период представлен в возрасте 2—2,5 месяцев, обозначаемый Скоттом как *юношеский* и соответствующий периоду окончательной эмансипации щенков от матери. Следующий критический период соответствует времени *возникновения половой зрелости*.

---

[1] В зарубежной биологической литературе термин «социальный» используется, по-видимому, неправомерно широко, покрывая, в частности, такие значения, как «стадный», «групповой» и т.д.

Исследования Аршавского (1965, 1967) и его сотрудников позволили выделить следующие переломные этапы в постнатальном онтогенезе имматуронатно рождающихся млекопитающих: этап, совпадающий со временем прозревания и реализацией антигравитационной реакции с помощью передних конечностей (у щенков 8—10 дней); этап реализации антигравитационных реакций на всех 4 конечностях, совпадающий с приобретаемой способностью осуществлять локотомоторные акты в среде (у щенков 16—20 дней жизни); этап отлучения от вскармливания молоком матери (у щенков 40—45 дней); этап полной эмансипации от матери (у щенков 2,5—3 месяцев); этап возникновения первых признаков полового созревания (у беспородных собак 8—10 мес); этап завершения полового созревания, совпадающий с наступлением половой зрелости и детородного периода; этап завершения детородного периода, совпадающий с возникновением так называемого инволюционного периода, или старческого возраста (у беспородных собак 7—8 лет). Интервалы времени между перечисленными переломными этапами, как указывалось выше, соответствуют различным возрастным периодам.

У различных видов млекопитающих перечисленные переломные этапы возникают в разное хронологическое время. Кроме того, у разных видов млекопитающих длительность каждого из возрастных периодов, однозначных по своему биологическому значению, также существенно различается по хронологическому времени.

Каждый переломный этап представляет собой реализацию в определенном возрасте соответствующих, наследственно обусловленных, врожденных реакций, предусмотренных в генетическом коде. К каждому переломному этапу созревают (структурно и функционально) те же системы констелляций из центральных звеньев, т.е. те доминантные механизмы, которые позволяют реализовать существенно новые формы взаимодействия с соответствующими условиями среды при переходе от одного возрастного периода к последующему. Бергстрем (Bergström, 1967, 1972) подчеркивает значение созревания (структурного и функционального) соответствующих нервных центров в онтогенезе в качестве существеннейшего негэнтропийного фактора в индивидуальном развитии организма.

Созревающие к определенному переломному этапу соответствующие доминантные механизмы реализуют более или менее полную рекапитуляцию наследственно обусловленных врожденных реакций в случае, если организм начинает взаимодействовать с теми же условиями среды, с какими в этом же возрасте начинали взаимодействовать предшествующие родительские поколения. Если, однако, на соответствующем переломном этапе начинают действовать некие новые формы раздражении, которые не были представлены в определенном возрасте предшествующих родитель-

ских поколений, то раздражения эти не только запечатлеваются, но и меняют все последующее индивидуальное развитие в новом, ранее не имевшем места, направлении.

В исследованиях ряда авторов установлено, что существеннейшим переломным этапом в постнатальном онтогенезе является *этап возникновения и закрепления антигравитационных реакций и приобретения способности осуществлять локомоторные акты в среде.* Начиная с этого этапа формой физиологического стресса, определяющего дальнейшие особенности роста и развития, являются характер и степень интенсивности осуществления двигательных поведенческих реакций у разных видов млекопитающих. Млекопитающие, которые после реализации позы стояния характеризуются ограниченной двигательной активностью в среде, приобретают типичные черты стенобионтности, или идиоадаптивности, с узкоспециализированной приспособленностью к среде. Млекопитающие, которые после реализации позы стояния характеризуются интенсивной и разнообразной двигательной активностью в среде, приобретают черты эврибионтности, или ароморфности, и тем самым более широкую возможность адаптации к различным условиям существования. <...>

В заключение приводим схему возрастной периодизации.

Схема периодизации онтогенеза у человека (Аршавский, 1965, 1967)

I. Антенатальный онтогенез	
1. Герминальный, или собственно зародышевый, период	1-я неделя
2. Эмбриональный период, делится на 2 фазы: 1) собственно гистотрофная форма питания, 2) фаза желточного кровообращения	5 недель
Эмбриофетальный, или неофетальный, этап	2 недели
3. Фетальный период, или период гемоамниотрофной формы питания плода	32 недели
II. Постнатальный онтогенез	
1. Неонатальный этап (или период новорожденности) — вскармливание молозивным молоком	8 дней
2. Период лактотрофной формы питания (или питания так называемым зрелым молоком) делится на две фазы: 1) до 2 $^{1}/_{2}$ — 3 месяцев, 2) с 3 до 5 — 6 месяцев	5 — 6 месяцев

3. Период сочетания лактотрофной формы питания с прикормом	с 6 до 11 — 12 месяцев
Этап реализации и закрепления позы стояния	10 — 13 месяцев
4. Период преддошкольного, или ясельного возраста — освоение локомоторных актов в среде (ходьба и бег), этот возраст принято еще обозначать как период первого детства	с 1 года до 2 — 3 лет
5. Период дошкольного возраста (этот возраст принято еще обозначать как конечный период первого детства)	с 3 до 6 — 7 лет
6. Период младшего школьного возраста (этот возраст принято еще обозначать как начальный период второго детства, или отроческий возраст)	с 7 до 12 — 13 лет
7. Период старшего школьного возраста (период полового созревания, обозначаемый еще как конечный период второго детства, или подростковый)	с 12 — 13 до 17 — 18 лет
8. Период юношеского возраста, или адолесцентный период (этот период представляет собой особый переломный этап в индивидуальном развитии, в течение которого стабилизируется наступившая половая зрелость)	с 17 до 20 — 21 года
9. Период стационарного состояния (обозначаемый еще как взрослый, зрелый или детородный период); его принято делить на два подпериода — с 21 до 35 лет и с 35 до 50 — 60 лет	с 21 до 50 — 60 лет
10. Период пожилого возраста	с 60 до 70 — 75 лет
11. Период старческого возраста	с 70 — 75 до 90 лет
12. Период долгожительства	90 лет и старше

Аршавский И.А. Основы возрастной периодизации // Руководство по физиологии. Возрастная физиология. — М.: Наука, 1975. — С. 5—67.

КОРОТКО ОБ АВТОРАХ

Анохин Петр Кузьмич (1898—1974) — академик АН СССР и АМН СССР. Выдающийся русский физиолог, создавший динамичную научную школу, и сегодня занимающую ведущие позиции в российской физиологической науке. Один из родоначальников системного подхода в физиологии, что позволяет причислить его к основоположникам кибернетики. Приоритет П.К.Анохина в целом ряде принципиальных положений теории управления признавал «отец кибернетики» Норберт Винер. Автор понятия «функциональная система» и концепции системогенеза — наиболее проработанной теоретической концепции в возрастной физиологии. Организатор и первый директор Института нормальной физиологии АМН СССР (сейчас — имени П.К.Анохина).

Аршавский Илья Аркадьевич (1900—1997) — доктор медицинских наук, профессор. Крупный российский физиолог, пользовавшийся большим авторитетом среди ученых, специалистов и практических врачей. Один из основоположников возрастной физиологии. Первые работы были посвящены становлению в онтогенезе механизмов вегетативной регуляции жизненно важных функций — кровообращения и дыхания. Дальнейшие исследования были направлены на выяснение возрастных особенностей обменных процессов, деятельности центральной нервной системы, теоретическое осмысление ключевых закономерностей онтогенеза. Сформулировал «энергетическое правило скелетных мышц» и целый ряд других положений, сыгравших важную роль в становлении возрастной физиологии как науки. В течение ряда десятилетий возглавлял Лабораторию возрастной физиологии в Институте нормальной и патологической физиологии АМН СССР.

Безруких Марьяна Михайловна — известный современный российский психофизиолог, педагог и организатор науки. Директор Института возрастной физиологии РАО, руководитель Лаборатории возрастной психофизиологии, создатель и заведующая кафедрой возрастной физиологии и психофизиологии Университета Российской академии образования. Круг научных интересов чрезвычайно широк — нейро- и психофизиология, школьная гигиена, вегетативная регуляция физиологических функций, педагогика здоровья и многое другое. Автор многих научных статей и монографий, целого ряда учебников и учебных пособий, учебно-

методических комплектов. В последние годы эффективно занимается проблемами школьных трудностей и путей их преодоления. Особой популярностью среди педагогов и родителей пользуются книги и брошюры («Ребенок идет в школу», «Почему учиться трудно», «Азбука с комплектом методических материалов» и многие другие), в которых строгое научное знание сочетается с легким доступным стилем изложения, а фундаментальные сведения не заслоняют от читателя ясные и методически продуманные практические рекомендации.

Берштейн Николай Александрович (1896—1966) — видный российский ученый с мировым именем, блестящий экспериментатор и тонкий теоретик, стоявший у истоков нескольких фундаментальных направлений современной физиологии и биомеханики. Научные интересы охватывали сферу физиологии центральной нервной системы и управления движениями. В своих трудах одним их первых сформулировал основные принципы физиологической регуляции, ставшие универсальными положениями теории управления. На этом основании считается одним из родоначальников кибернетики. Впервые высказал точку зрения о способности мозга к опережающему отражению действительности и сформулировал понятие «модель потребного будущего». Крупный вклад в возрастную физиологию внес благодаря работам по возрастному развитию физиологических механизмов построения движений.

Бетелева Татьяна Георгиевна — доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник Института возрастной физиологии РАО. Направление исследований — возрастные и индивидуальные особенности зрительного восприятия на разных этапах онтогенеза ребенка. Автор нескольких сотен научных работ, включая крупные монографии, некоторые из которых переведены и изданы за рубежом.

Выготский Лев Семенович (1896—1936) — знаменитый отечественный психолог, разработавший теорию высших психических функций, много внимания уделявший развитию психических функций в онтогенезе, их связи с деятельностью мозговых систем. Обосновал понятие о «зонах ближайшего развития» как важнейшем факторе обучения. Труды Л.С. Выготского до настоящего времени не потеряли актуальность для исследователей и практиков во всем мире.

Гельмрейх Эгон — доктор медицины, доцент, немецкий физиолог и педиатр. Основное направление исследований — метаболизм и питание детей раннего возраста. В своей книге «Обмен энергии у ребенка» (1927), сразу же после выхода в свет переведенной на русский язык, рассматривал важнейшие теоретические аспекты возрастного развития и сформулировал целый ряд принципов, которые легли в основу зарождавшейся в этот период возрастной физиологии.

Дубровинская Наталья Вадимовна — доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАО, заведующий лабораторией физиологии когнитивной деятельности Института возрастной физиологии РАО. Направление исследований — формирование нейрофизиологических механизмов внимания в процессе развития ребенка. Ее перу принадлежат много научных статей и монографий, а также учебников и научно-популярных статей для педагогов и родителей.

Корниенко Игорь Андреевич — доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник Института возрастной физиологии РАО. Известный физиолог-экспериментатор и теоретик. Большинство научных работ посвящены проблемам возрастного развития терморегуляции и адаптации, мышечной деятельности, обменных процессов на тканевом и организменном уровне. Создал и более 20 лет возглавлял Лабораторию обмена веществ и энергии в Институте возрастной физиологии РАО. Много и плодотворно занимается педагогический деятельностью, является одним из создателей кафедры биофизики физфака МГУ, вырастил немало учеников — кандидатов и докторов наук, составивших научную школу И. А. Корниенко. В настоящее время продолжает работать над проблемами морфофункциональной конституции и возрастных преобразований скелетных мышц и мышечной работоспособности.

Лурия Александр Романович (1902—1977) — академик АПН СССР, видный отечественный психолог, основоположник самостоятельного направления психологии — нейропсихологии. Системные представления А. Р. Лурия о деятельности мозга отражены в его концепции о трех функциональных блоках, включающих различные структуры мозга и лежащих в основе определенных психических процессов. Научные труды А. Р. Лурия широко известны во всем мире.

Маркосян Акоп Арташесович (1904—1972) — доктор медицинских наук, профессор, действительный член Академии педагогических наук СССР. Крупный физиолог и педагог, один из основоположников возрастной физиологии, блестящий организатор науки. С 1949 г. до конца жизни возглавлял Институт школьной гигиены и физического воспитания АПН РСФСР (ныне — Институт возрастной физиологии РАО). Занимался экспериментальными исследованиями возрастных особенностей свертывания крови, а также теоретическими основами возрастной периодизации и общей теории онтогенеза. Разработал концепцию биологической надежности в качестве одного из ведущих факторов онтогенеза. Автор нескольких десятков научных и научно-популярных статей, монографий, учебников для вузов и техникумов. Впервые добился введения курса «Возрастная физиология» в программы подготовки специалистов педагогического профиля.

Сельверова Нелли Бадмаевна — доктор медицинских наук, профессор. Специалист в области эндокринологии и педиатрии, видный современный ученый, опытный практикующий врач. Руководит лабораторией эндокринологии Института возрастной физиологии РАО. Основные труды посвящены эндокринологическим аспектам полового созревания, а также проблемам экологической физиологии, связанным с нарушениями функции щитовидной железы.

Ухтомский Алексей Алексеевич (1875—1942) — академик, крупнейший русский физиолог, экспериментатор и теоретик. Создатель концепции о доминанте как системообразующем факторе — функциональном рабочем органе, определяющем целенаправленное поведение и психические процессы. Отличающиеся философской глубиной и яркостью изложения, труды А.А.Ухтомского до сих пор остаются непревзойденным образцом научной и учебной литературы по физиологии.

Фарбер Дебора Ароновна — доктор биологических наук, профессор, академик РАО, признанный лидер российской возрастной физиологии. Занимаясь проблемами нейрофизиологии, создала научную школу, в центре внимания которой пути созревания физиологических механизмов деятельности мозга, обеспечивающих важнейшие психофизиологические функции: восприятие, внимание, память и др. В своих трудах успешно сочетает фундаментальную глубину исследований с прикладной направленностью методических и научно-практических разработок, вызывающих большой интерес у педагогов и психологов. Автор сотен научных статей, целого ряда известных монографий и учебников по возрастной физиологии и психофизиологии.

Шмидт-Ниельссен Кнут — доктор наук, профессор. Известный современный физиолог, родившийся в Норвегии, получивший образование в Дании, живущий и работающий в США. Вся научная деятельность нацелена на решение актуальных проблем экологической физиологии, с этой же точки зрения рассматривает вопросы размеров тела и возрастных преобразований органов и систем организма. Многие книги переведены на русский язык («Животные пустыни»; «Как работает организм животного»; «Физиология животных: приспособление и среда»; «Размеры животных: почему они так важны») и составили золотой фонд физиологической литературы благодаря не только глубине и полноте анализа, но и замечательному литературному таланту, позволяющему ясно, просто и наглядно излагать самые сложные вопросы физиологии.

СОДЕРЖАНИЕ





ХРЕСТОМАТИЯ ПО ВОЗРАСТНОЙ ФИЗИОЛОГИИ

ХРЕСТОМАТИЯ ПО ВОЗРАСТНОЙ ФИЗИОЛОГИИ







ХРЕСТОМАТИЯ ПО ВОЗРАСТНОЙ ФИЗИОЛОГИИ

ХРЕСТОМАТИЯ ПО ВОЗРАСТНОЙ ФИЗИОЛОГИИ

